



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA

“VARIABILIDAD ESPACIO TEMPORAL
DE LA BIOMASA DE LOS GRUPOS
FUNCIONALES DEL FITOPLANCTON
FRENTE A LA COSTA PERUANA (2000-
2009)”

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS DEL MAR

AVY NATALIA BERNALES JIMENEZ

LIMA-PERÚ

2023

ASESOR

Dr. Jorge Larry Tam Málaga

Profesor principal del Programa de Maestría en Ciencias del Mar (UPCH)

Investigador del Instituto del Mar del Perú (IMARPE)

CO-ASESORES

M.Sc. Sonia Sánchez

Investigador del Instituto del Mar del Perú (IMARPE)

Dr. Hervé Demarcq

Investigador del Instituto de Investigación para el Desarrollo (IRD)

JURADO DE TESIS

DR. JORGE CARDICH SALAZAR

PRESIDENTE

DRA. TOMASA CUELLAR MARTINEZ

VOCAL

DR. DIMITRI GUTIERREZ AGUILAR

SECRETARIO (A)

DEDICATORIA.

A mi madre y esposo por su constante apoyo.

AGRADECIMIENTOS.

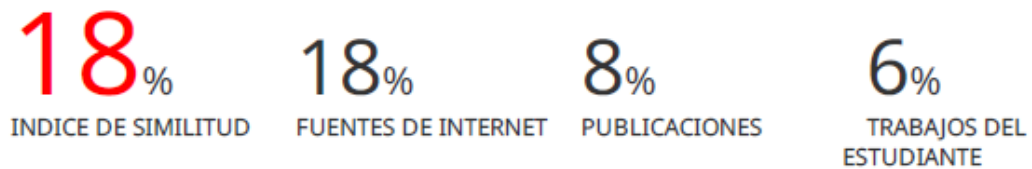
A los profesionales del IMARPE (Laboratorio de Fitoplancton y Producción Primaria y del Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y de Cambio Climático), quienes colaboraron en la presente investigación con sus valiosos comentarios y revisiones.

FUENTES DE FINANCIAMIENTO.

Esta investigación fue realizada con el apoyo del JEAI “EMACEP” (Ecología Marina Cuantitativa del Ecosistema de Afloramiento Peruano)" de IMARPE-IRD. A. Bernales reconoce el apoyo financiero del Proyecto Concytec - Banco Mundial “Caracterización y pronóstico de eventos extremos en el mar peruano usando un sistema operacional de información oceánica”, a través de su unidad ejecutora el Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación Tecnológica (Fondecyt). Esta investigación es una contribución al proyecto Estudio Integrado del Sistema de Afloramiento del Perú desarrollado por la Dirección de Oceanografía y Cambio Climático de IMARPE.

VARIABILIDAD ESPACIO TEMPORAL DE LA BIOMASA DE LOS GRUPOS FUNCIONALES DEL FITOPLANCTON FRENTE A LA COSTA PERUANA (2000- 2009)

INFORME DE ORIGINALIDAD



FUENTE QUE CONTIENE COINCIDENCIAS



1%

★ **hdl.handle.net**

Fuente de Internet

Excluir citas

Apagado

Excluir coincidencias < 10 words

Excluir bibliografía

Activo

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN

ABSTRACT

I. INTRODUCCION.....	1
II. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN.....	7
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
IV. RESULTADOS.....	22
V. DISCUSIÓN.....	62
VI. CONCLUSIONES.....	76
VII. RECOMENDACIONES	78
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	79
IX. ANEXOS	

RESUMEN

El Norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt (NECH), localizado a lo largo del Sudeste del Océano Pacífico, frente a Perú, es considerado uno de los sistemas naturales más productivos en el mundo, por ello de gran relevancia el estudio del fitoplancton como base de la trama trófica marina. Basados en las relaciones entre la superficie celular, biovolumen y máxima dimensión lineal de las células de las especies del fitoplancton, se encontraron 140 especies en el grupo funcional 'R' (especies ruderales, adaptables a condiciones de alta mezcla); 133 especies en el grupo funcional 'S' (especies estrés-tolerantes, predominantes en condiciones oligotróficas y de alta luz) y 19 especies en el grupo funcional 'C' (especies competitivas, oportunistas, predominantes en condiciones mesotróficas y de alta luz). En el grupo funcional R destacaron las diatomeas elongadas, pennadas, dispuestas en cadenas; en el S se encontraron dinoflagelados, diatomeas centrales grandes y silicoflagelados; mientras que, en el grupo funcional C destacaron cocolitofóridos, algunos dinoflagelados mixotróficos y nanoflagelados. Los porcentajes de coincidencia entre la clasificación morfométrica de grupos funcionales del presente estudio y la clasificación ecológica, estuvieron entre 52 y 90 %. Se propone el uso de estos grupos para evaluar variaciones espacio-temporales del fitoplancton y su relación con condiciones ambientales en el NECH.

PALABRAS CLAVES

FITOPLANCTON, GRUPOS FUNCIONALES, ESTRATEGIAS DE VIDA, ECOSISTEMA DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT, PERÚ

ABSTRACT

The Northern Humboldt Current Ecosystem, located along the Southeastern Pacific off Peru, is considered as one of the most productive natural system in the world, being of great relevance the study of phytoplankton as the basis of the marine trophic web. Based on the relationships between the cell surface, biovolume and maximum linear dimension of the cells of the phytoplankton species, 140 species were found in the functional group 'R' (ruderal species, adaptable to high mixing conditions); 133 species in functional group 'S' (stress-tolerant species, predominant in oligotrophic and high light conditions) and 19 species in functional group 'C' (competitive, opportunistic species, predominant in mesotrophic and high light conditions). These three groups are respectively composed of elongated, pennate, and chain-forming diatoms (group R); dinoflagellates, large central diatoms and silicoflagellates (group S) and coccolithophores, some mixotrophic dinoflagellates and phytoflagellates (group C). Coincidence percentages between the functional groups classification of the present study and the ecological classification were between 52% and 90 %. The use of functional groups is proposed to evaluate the spatio-temporal variations of phytoplankton and its relation with environmental conditions in the Northern Humboldt Current Ecosystem.

KEY WORDS

PHYTOPLANKTON, FUNCTIONAL GROUPS, LIFE STRATEGIES, HUMBOLDT CURRENT ECOSYSTEM, PERU

I. INTRODUCCIÓN

El Norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt (NECH) se encuentra entre los más productivos del mundo, constituye uno de los cuatro ecosistemas de Borde Oriental, junto con los ecosistemas de California, Benguela y Canarias (Sherman, 1999). El fitoplancton sustenta la producción biológica, siendo sus especies integrantes, los productores primarios del ecosistema marino (Falkowski, 1994). Existen 4000 a 5000 especies de fitoplancton marino cuya clasificación taxonómica se ha realizado en base a caracteres morfológicos, fisiológicos y ecológicos, disponiéndose de literatura al respecto (Cupp, 1943; Tomas, 1997; Balech, 1988). Algunos autores han mencionado que las diatomeas (Bacillariophyta), los dinoflagelados (Dinoflagellata), las Haptophyta y las algas verdes (Chlorophyta) podrían contar aproximadamente por el 40, 40, 10 y 6 % de las especies de eucariotas presentes en el fitoplancton marino actual, mientras que la suma de otros grupos contribuiría un 2% (Simon *et al.*, 2009), aunque existe información adicional indicando una mayor diversidad de diatomeas en el fitoplancton marino, con cerca de 5 000 especies (Katz *et al.*, 2004). En (Ochoa *et al.*, 1999) se identificaron 169 especies de diatomeas y 208 de dinoflagelados que corresponden al 12 % y 14 % del total de especies registradas a nivel mundial. La distribución estacional del fitoplancton a lo largo de la costa peruana fue determinada en la década de los '60 (Rojas de Mendiola, 1981). Se han realizado estudios sobre las variaciones del fitoplancton en áreas de afloramiento peruano (Ochoa *et. al.*, 1981; Rojas de Mendiola, 1981; Ochoa *et. al.*, 1988; Sánchez, 2000; Gutiérrez *et. al.*, 2005). Ochoa y Tarazona, 2003 determinaron en una bahía altamente productiva como Bahía Pisco (14 ° S), al grupo de las diatomeas como el

principal componente de la comunidad fitoplanctónica, destacando especies como *Skeletonema costatum* y *Thalassionema nitzschioides* por abundancia y frecuencia, seguidas en menor proporción por dinoflagelados, cocolitofóridos, silicoflagelados y microflagelados. Se determinó que los dinoflagelados son muy buenos indicadores de movimientos de masas de agua por su alta sensibilidad a los cambios de temperatura y salinidad (Ochoa *et al.*, 1985), entre éstos se determinaron organismos indicadores de aguas costeras frías (*Protoperdinium obtusum*), aguas ecuatoriales superficiales (*Ceratium breve v. schmidtii* y *C. breve v. parallelum*) y de aguas subtropicales superficiales (*Tripos praelongus*, *T. incisus*). Asimismo, se determinaron otros dinoflagelados termófilos cuya presencia indicaba intromisión de determinadas masas de agua.

En trabajos realizados por (Calienes *et al.*, 1985) y (Chávez *et al.*, 1989) frente a Perú, la producción primaria alcanzó valores entre 3 y 4 g C m⁻² d⁻¹ en la franja costera de 100 km. Sánchez (2000) estudió la variación estacional e interanual del fitoplancton (volúmenes centrifugados) y clorofila-a frente a la costa peruana para el período 1976-2000. Asimismo, ciertas áreas altamente productivas coinciden con la presencia de una importante plataforma, particularmente entre los 7°-10° S (Zuta y Guillén, 1970). Se han realizado estudios en la Bahía Ancón (11°S) que exploraron la variabilidad del biovolumen del fitoplancton costero asociada a varios factores ambientales (Ochoa *et al.*, 2010). Rojas de Mendiola (1981) determinó la distribución estacional del fitoplancton a lo largo de la costa peruana en la década de los '60. Se han realizado estudios sobre las variaciones del fitoplancton en áreas de afloramiento peruano (Ochoa *et. al.*,

1981; Rojas de Mendiola, 1981; Ochoa *et. al.*, 1988; Sánchez 2000; Gutiérrez *et. al.*, 2005).

Estudios paleoceanográficos revelan el incremento de la productividad desde mediados del siglo XIX (Gutiérrez *et al.*, 2009) donde se aprecia que tanto diatomeas de afloramiento como las de aguas cálidas lejos de la costa, fueron favorecidas después del cambio 1820 AD. Las diatomeas oceánicas frente a Pisco componen actualmente una importante porción del ensamblaje total durante varios períodos de alta productividad.

Al respecto, Strickland *et al.* (1969) presentaron resultados de producción primaria, nutrientes y fitoplancton en aguas costeras peruanas, determinando valores de producción primaria que superaban los $200 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. Guillén *et al.* (1971) se refirió a períodos de alta producción primaria en la Corriente Costera Peruana con valores entre 0.3 a $1.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ que sostuvo una biomasa de fitoplancton equivalente al orden de $2 \text{ mg Chl a m}^{-3}$.

Margalef (1978) propuso tres tipos de especies según las fases de la sucesión fitoplanctónica para explicar las adaptaciones a la sobrevivencia de las especies del fitoplancton en un ambiente inestable y turbulento. Dicha clasificación comprendía especies de fases tempranas (diatomeas pequeñas dispuestas en cadenas principalmente), de fases intermedias (diatomeas de mayor tamaño) y de fases tardías (dinoflagelados), considerando que las diatomeas se vuelven dominantes en aguas turbulentas ricas en nutrientes (periodo de florecimiento primaveral; afloramientos costeros) y que los dinoflagelados dominan con frecuencia aguas estratificadas pobres en nutrientes. Las especies de fitoplancton son altamente sensibles a cambios de temperatura, salinidad y nutrientes, por lo que

pueden dar indicios de la presencia de determinadas masas de agua, así como de las condiciones tróficas de determinada área. Por ello, se han establecido métodos de clasificación basados en criterios funcionales, morfométricos y morfológicos (Margalef, 1978; Reynolds, 1988; Kamenir *et al.*, 2004; Smayda, 2003; Kruk *et al.*, 2011); o una combinación de estos caracteres con rasgos fenológicos, ecológicos y/o taxonómicos (Reynolds *et al.*, 2002; Salmaso and Padisak, 2007 y Allende *et al.*, 2019).

Smayda y Reynolds (2001) negaron dos premisas básicas de la Mandala de Margalef: que todas las floraciones de dinoflagelados se agrupan en una sola categoría, y que la selección de especies del florecimiento siga el camino r a K. Ellos propusieron nueve tipos distintos de hábitats en donde florecen los dinoflagelados, cada tipo caracterizado por una asociación de especies más o menos específica. En cada uno de estos tipos, ocurren las especies r-K. Estos nueve hábitats y tipos de forma de vida asociados se ordenan a lo largo del gradientes costero – oceánico, de nutrientes decrecientes, mezcla reducida y zona eufótica profunda.

Reynolds (1988) propuso una clasificación morfométrica del fitoplancton según el cociente superficie/volumen (S/V) y la máxima dimensión lineal (MDL), en tres grupos funcionales (Tabla 2).

Grupo funcional C (competitivas): Especies invasivas, oportunistas, de tamaño pequeño, crecimiento rápido, alto S/V, bajas tasas de hundimiento, y mayor capacidad de incorporar nutrientes. Son susceptibles al pastoreo y predominan en aguas estratificadas con concentraciones medias a altas de nutrientes y con alta

disponibilidad de luz.

Grupo funcional S (estrés-tolerantes): Especies de tamaño grande con bajos ratios S/V y lento crecimiento, más sensibles a limitación por temperatura. Predominan en condiciones oligotróficas y de alta luz, en las cuales usan estrategias como la mixotrofia y migraciones verticales para obtener nutrientes.

Grupo funcional R (ruderales): Especies de tamaño intermedio, su morfología preserva un alto S/V que le permite aprovechar la energía de la luz y explotar óptimamente los nutrientes bajo condiciones de alta mezcla y concentraciones altas de nutrientes. Son ‘aclimatantes’ o ‘adaptables’, sobreviven a temperaturas reducidas y a bajas dosis de luz, debido a que pueden tolerar profundas capas de mezcla (Smayda y Reynolds, 2001), no poseen movimiento.

Reynolds *et al.* (2002) propusieron la clasificación en grupos funcionales de las especies fitoplanctónicas, la cual fue revisada por Reynolds (2006) y actualizada por Padisak *et al.*, 2009, resaltando la importancia y utilidad de los grupos funcionales en estudios ecológicos y aplicabilidad a diferentes tipos de ambientes a nivel global (Kruk *et al.*, 2017). Dicha clasificación refleja mejor que la clasificación taxonómica, el desempeño ecológico de las especies en el ambiente, lo que permite establecer relaciones entre los grupos funcionales y el estado trófico y la estratificación o turbulencia del ecosistema marino, dada la morfología y requerimientos ambientales de éstos. La aplicación de esta clasificación mejoraría predicciones acerca de la ocurrencia de las especies y dinámica de poblaciones bajo escenarios de cambios ambientales.

En vista de la importancia de contar con una clasificación en grupos

funcionales sensibles a las condiciones ambientales, se planteó como objetivo del presente trabajo, clasificar las especies de fitoplancton del NECH de acuerdo a la clasificación de Reynolds (1988) adaptada al NECH sobre grupos funcionales S, C y R, además de caracterizar la variabilidad espacio-temporal de la biomasa de estos grupos y comparar la clasificación morfométrica de Reynolds con la clasificación ecológica de las especies del fitoplancton, evaluando la posible aplicabilidad del enfoque de grupos funcionales al NECH. Las especies consideradas en el presente trabajo corresponden al microfitoplancton (20-300 μm) y nanofitoplancton (2-20 μm), sin contemplar las especies del picofitoplancton (menores a 2 μm).

II. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

2.1 Planteamiento del problema

Las variaciones espacio-temporales del fitoplancton han sido estudiadas tradicionalmente mediante el uso de grupos taxonómicos (i.e. diatomeas, dinoflagelados, etc.). El problema principal es que estos grupos taxonómicos no necesariamente tienen un rol funcional definido, y por lo tanto no son suficientemente sensibles frente a las variaciones de las condiciones ambientales.

Por tal motivo, para resolver este problema, en el presente trabajo se estimaron grupos funcionales del fitoplancton, comparándose su respuesta a los factores ambientales con respecto a la de los grupos taxonómicos. Para este fin, se aplicó la clasificación de grupos funcionales de Reynolds (1988) quién identificó tres estrategias adaptativas básicas (C, S, R) con requerimientos y tolerancias ambientales distintivas.

También se propuso el empleo de medidas de biovolúmenes de las especies del fitoplancton como un indicador de la biomasa de dicha comunidad, incluyendo a su vez, en este cálculo, los conteos celulares. En la presente tesis, se evaluó la aplicabilidad del enfoque de los grupos funcionales obtenidos determinando su variabilidad espacio temporal, así como la respuesta de éstos a los factores ambientales.

2.2 Justificación del estudio

Dado que existen importantes centros de afloramiento frente a Perú, entre ellos, Paíta (5° S), Punta Aguja (6° S), Chimbote (9° S), Callao (12° S) y San Juan

(15° S) (Zuta y Guillén, 1970; Rojas de Mendiola, 1981), resulta necesario el estudio de la diversidad morfológica y funcional del fitoplancton, responsable de un alto porcentaje de la fijación de carbono mediante la fotosíntesis. Dicho proceso fija hasta 50 Gt de carbono por año, contribuyendo cercanamente a la mitad de la producción primaria global (Falkowski *et al.*, 1998).

La exploración del uso de grupos funcionales de fitoplancton, permitiría dar una mejor información del desempeño ecológico, plasticidad y adecuación biológica de las especies o grupos de especies, además de poder ser aplicado en la investigación y predicción de impactos del clima sobre la ecología del fitoplancton. En tal sentido, el estudio integrado de la biomasa, grupos funcionales y producción primaria del fitoplancton, constituyen valiosos “inputs” en los modelos ecológicos aplicados a sistemas de afloramiento como el peruano. Asimismo, la disponibilidad de grupos funcionales del fitoplancton es muy importante en la validación de dichos modelos.

2.3 Objetivos

2.3.1 Objetivo general

➤ Caracterizar la variabilidad espacio-temporal de la biomasa de los grupos funcionales del fitoplancton frente a la costa peruana y su relación con factores ambientales durante el período 2000-2009.

2.3.2 Objetivos específicos:

➤ Clasificar las especies del fitoplancton en grupos funcionales frente a la costa peruana.

- Caracterizar la variabilidad espacial de las biomásas de los grupos funcionales (e.g. latitudinal y longitudinal).
- Caracterizar la variabilidad temporal de las biomásas de los grupos funcionales (e.g. estacional e interanual).
- Relacionar las biomásas de los grupos funcionales del fitoplancton con las variables ambientales.

2.4 Hipótesis de estudio

- Las biomásas de los grupos funcionales del fitoplancton presentan mayores diferencias espacio-temporales que los grupos taxonómicos del fitoplancton frente a la costa peruana.
- Los grupos funcionales presentan un mayor porcentaje de explicación que los taxonómicos en los modelos que relacionan la biomasa y las variables ambientales.

III. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Variables

En el presente estudio se consideraron 10 variables ambientales. En la Tabla 1 se indican el uso y fuente de dichos parámetros. Los nutrientes inorgánicos considerados fueron los fosfatos, nitratos, nitritos y silicatos.

Tabla 1. Variables de estudio durante el período 2000-2009

Variable	Tipo	Fuente
Densidad celular (cel.L⁻¹) por método cuantitativo (metodología Utermöhl)	Biológica	LFPP-IMARPE
Biovolúmenes de especies de fitoplancton (µm³)	Biológica	PRESENTE ESTUDIO
Biomasa (g.m⁻³)	Biológica	PRESENTE ESTUDIO
Grupos funcionales (sensu Reynolds)	Biológica	PRESENTE ESTUDIO
Oxígeno, nutrientes	Ambiental	LHP-IMARPE
Temperatura y salinidad superficial del mar	Ambiental	LHM-IMARPE
Velocidad de vientos, índices de turbulencia y de afloramiento del Satélite ASCAT	Ambiental	LMOECC-IMARPE

LFPP: Laboratorio de Fitoplancton y Producción Primaria

LHP: Laboratorio de Hidroquímica y Productividad

LHM: Laboratorio de Hidrofísica Marina

LMOECC: Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y Cambio Climático

3.1.1 Variables ambientales:

Vientos

Los datos de vientos fueron obtenidos del escaterómetro ASCAT, para la zona costera y oceánica frente a Perú (Latitud -2° a -18° S, Longitud -85° a -70° W). La resolución espacial es de ~ 25 km, temporalmente corresponde a un dato promedio por día. La información se encuentra almacenada en archivos binarios de tipo estructurado y metadata (denominado, archivos NetCDF), la información de vientos del satélite ASCAT es de acceso libre y se puede obtener desde el siguiente link <ftp://ftp.ifremer.fr/ifremer/cersat/>.

Indice de afloramiento

El Índice de afloramiento es una expresión cuantitativa del transporte de masa de agua con referencia a la línea costera (Mendo *et. al.*, 1987, Bakun 1973)

$$IA = E \cos \alpha \quad E = \tau / f \quad \tau = \rho_a C_D (V)^2 \quad f = 2 \Omega \sin \phi$$

Donde:

E: Transporte de Ekman

τ : stress del viento

f: parámetro de Coriolis

Ω : velocidad angular de rotación de la tierra

α : ángulo que representa la diferencia entre línea costera y la dirección del viento

V: Velocidad del viento

Se tomó en cuenta el promedio mensual de la velocidad del viento y el Índice de Afloramiento (IA) representativo de cada época del año (verano = febrero, invierno = agosto, primavera = noviembre). En el caso del IA, se realizó el cálculo para los puntos de muestreo que se encuentran dentro de las 60 millas.

Nitratos

El nitrato de agua de mar es reducido cuantitativamente a nitrito (Morris y Riley 1963), cuando la muestra pasa a través de una columna que contiene gránulos de cadmio recubierto con cobre metálico.

Nitritos

El nitrito presente originalmente más el nitrato reducido, es determinado espectrofotométricamente, para ello son diazotados con sulfanilamida y acoplado con N-(1-naftil) etilendiamina para formar un compuesto azo fuertemente coloreado, cuya máxima absorbancia es medido a 543 nm.

El método estándar (Shinn, 1941 y adaptado por Bendschneider y Robinson, 1952) para la determinación de nitrito en agua de mar es de naturaleza espectrofotométrica, basada en la reacción del nitrito con una amina aromática primaria formando un compuesto diazonio el cual se acopla con una segunda amina aromática. El producto es un compuesto azo el cual es cuantificado por espectrofotometría. Este método es sensible y rápido.

Aquí el nitrito presente en la muestra es sometido a una reacción con sulfanilamida en medio ácido (pH 3-4) la que lleva a la formación de un ión diazonio (sal de arildiazonio).

El ión diazonio resultante es sometido posteriormente a una reacción de copulación con N-(1-naftil) – etilendiamina, originando un compuesto azo de color rosado intenso, cuya máxima absorbancia, proporcional a la concentración inicial de nitrito, se encuentra a 543 nm.

Fosfatos

Para determinar el fosfato inorgánico en agua de mar se realizó la reacción de Denigés (1920) del fosfato con molibdato para formar un heteropoliácido cuya reducción posterior forma un complejo fosfomolibdato de color azul. El método que se describe fue propuesto por Strickland y Parsons (1968); en el cual el fosfato presente en el agua de mar es sometido a la reacción con hexamolibdato en medio ácido formando un complejo de ácido molibdofosfórico de color amarillo débil, el ácido ascórbico al medio, reduce los átomos de molibdeno del ácido 12-molibdofosfórico. El tartrato antimónico potásico actúa como catalizador. La presencia de 2 electrones adicionales por molécula de complejo, los que permanecen deslocalizados, dan una coloración azul del heteropoliácido, cuya intensidad es proporcional a la concentración de fosfato y es medido espectrofotométricamente a 885 nm.

Temperatura

Para el registro de la temperatura superficial del mar (TSM, °C) se empleó

termómetros de superficie Richter & Wiese y el sensor de temperatura FURUNO modelo T-2000, mientras que para las capas subsuperficiales, la información fue obtenida de los registros continuos del CTD, los mismos que fueron procesados con el software seasoft propio del equipo.

Salinidad

Las muestras de salinidad fueron analizadas por el método de inducción con el Portasal 8410A Guildline. Dicho parámetro no tiene unidades. Junto con la temperatura, tipifica masas de agua mediante gráficos T-S.

Oxígeno

Se obtuvo por el método volumétrico de Winkler. La esencia del método es convertir el oxígeno disuelto en la muestra de agua en un equivalente químico de yodo susceptible de ser valorado cuantitativamente.

Índice Térmico Costero Peruano (ITCP)

Se utilizó el Índice Térmico Costero Peruano (ITCP) desarrollado por Quispe-Ccalluari *et al.* (2018) para el Sistema de Afloramiento Peruano con el objetivo de identificar eventos fríos y cálidos del presente periodo de estudio. El ITCP presenta ventajas respecto a otros índices climáticos de la costa peruana, porque comprende el área representativa del Ecosistema de Afloramiento Peruano y porque captura la señal del afloramiento costero, así como de los efectos térmicos de El Niño y La Niña (Quispe –Ccalluari *et al.*, 2018)

3.1.2 Variables biológicas:

Biovolúmenes del fitoplancton

Se utilizó principalmente un microscopio invertido y una reglilla

micrométrica, además de las muestras a analizar. Se aplicó el método de análisis cuantitativo Utermöhl (1958, IOC UNESCO 2010). Las especies fueron medidas con la ayuda de la reglilla micrométrica y de preferencia a aumentos de 400X y 1000X para minimizar errores de medición (Montagnes *et al.*, 1994), además de usar un sistema de análisis de imagen computarizado. Se usaron las formas geométricas y fórmulas asignadas por Sun & Liu (2003) y los valores de los biovolúmenes quedaron expresados en μm^3 . Para hallar el número de células a medir, se usó la metodología de Taylor (2008) que consiste en calcular el coeficiente de error (error estándar acumulado como porcentaje del volumen promedio), y el tamaño de muestra se define cuando el coeficiente de error es menor al 10%. Las biomásas se calcularon multiplicando los biovolúmenes por las densidades citoplásmicas. Dicha biomasa celular (g cel^{-1}) se estimó asumiendo una densidad citoplasmática de 1.1 g cm^{-3} .

3.2. Muestreo

Para el estudio de los grupos funcionales, se utilizaron un total de 498 muestras de agua, a 10 m de profundidad, recolectadas con botella Niskin de 5 L de capacidad, en los perfiles hidrográficos de Paita, Punta Falsa (Punta La Negra),

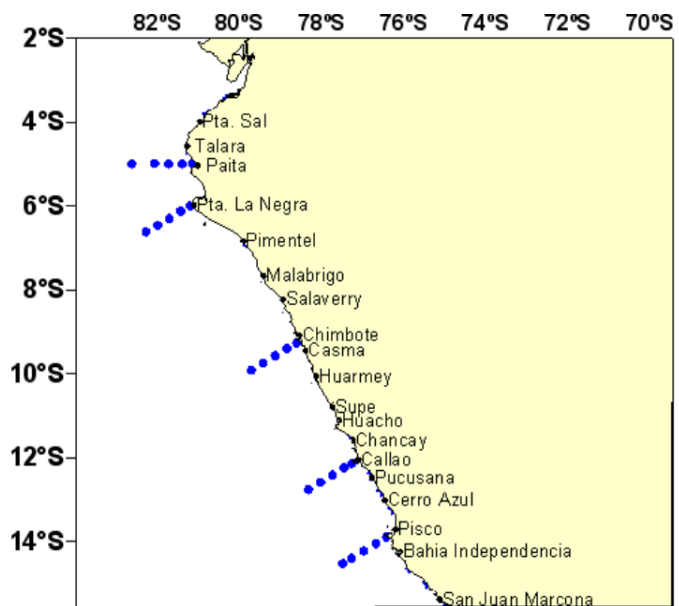


Figura 1. Estaciones de muestreo de fitoplancton.

Chimbote, Callao y Pisco (5°S-14°S), con una cobertura aproximada de 200 millas náuticas (Figura 1). Las muestras procedieron de los cruceros estacionales sobre evaluación de recursos pelágicos, así como de la biomasa desovante de la anchoveta, durante el verano, invierno y primavera, entre los años 2000 y 2009. Se colectaron en su mayoría, 5 muestras por perfil, resultando entre 16 y 25 muestras por estación climática puesto que en algunos años como el 2006, no se tomó muestras frente a Punta Falsa en el invierno ni frente a Chimbote en la primavera del mismo año. Asimismo, en la primavera del 2009, solo se contó con muestras de Pisco.

Tabla 2. Valores umbrales de S/V.MDL y S/V para la clasificación morfométrica de los grupos funcionales (C, S y R), según Reynolds (1988) y según el presente estudio.

Grupo Funcional	Reynolds (1988)		Presente estudio (NECH)	
	S/V. MDL	S/V (μm^{-1})	S/V. MDL	S/V (μm^{-1})
C	6 - 30	0.3 - 3	< 10	> 0.27
S	6 - 30	0.03 - 0.3	> 0.1	< 0.27
R	15 - 1000	0.3 - 2	> 10	>0.27

3.3 Clasificación en grupos funcionales

Se clasificaron los grupos funcionales basados en Reynolds (1988) quien usó un diagrama de dispersión logarítmica con el cociente S/V en las abscisas y el producto S/V * MDL en las ordenadas, y definió umbrales de S/V y S/V*MDL para separar los tres grupos funcionales (Tabla 2).

En el presente estudio se definieron umbrales específicos para el fitoplancton del NECH con el fin de separar más claramente los tres grupos funcionales (Tabla 2).

A fin de comparar la clasificación morfométrica (Reynolds, 1988) con los conocimientos de expertos en fitoplancton del IMARPE, y los trabajos sobre ecología del fitoplancton de Alamo, 1989; Rojas de Mendiola, 1981; Rojas de Mendiola *et al.*, 1985, Ochoa *et al.*, 1985, Sánchez *et al.*, 2017, entre otros (Anexo 1), se realizó una clasificación ecológica y se calculó el porcentaje de coincidencia entre ambas clasificaciones de la siguiente manera:

$$\text{Coincidencia entre clasificación morfométrica y ecológica (\%)} = \frac{\text{N}^\circ \text{ coincidencias}}{\text{N}^\circ \text{ total de especies}}$$

Las especies situadas en áreas limítrofes entre grupos funcionales fueron clasificadas según la clasificación ecológica.

3.4 Determinación de patrones espacio-temporales de las biomásas de los grupos funcionales y taxonómicos del fitoplancton

Para la elaboración de los gráficos de distribución espacio temporal se utilizó el software estadístico R versión 4.3.1, instalando paquetes y descargando librerías como tidyverse, lubridate, zoo y scales, calculando la media de las

biomasas de todas las observaciones (N= 498) por grado latitudinal, grado longitudinal, estación climática y año de estudio, así como determinando el intervalo de confianza al 95 %.

3.4.1 Pruebas estadísticas aplicadas para comprobación de hipótesis planteadas

Se aplicó el análisis de Kruskal-Wallis en el programa R con el comando `kruskal.test`, para establecer posibles diferencias significativas de las biomasas entre latitudes, longitudes, estaciones y años para los grupos taxonómicos y funcionales del fitoplancton. De hallarse significancia ($p\text{-value} < 0.05$), se procedió a la aplicación del test de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis con el comando `kruskalmc` y la librería `pgirmess` para determinar las diferencias significativas entre pares de factores (grados latitudinales, grados longitudinales, estaciones climáticas y años de estudio). Asimismo, se procedió al cálculo de la kurtosis de la distribución latitudinal de las biomasas de los grupos funcionales y de las clases taxonómicas. La kurtosis caracteriza la elevación o el achatamiento relativo de una distribución, comparada con la distribución normal. Una kurtosis positiva indica una distribución relativamente elevada, mientras que una kurtosis negativa indica una distribución relativamente plana (Mardia, 1970).

$$g_2 = \frac{\sum_{i=1}^N (X_i - \bar{x})^4 \cdot n_i}{N S_x^4}$$

Donde:

g_2 = kurtosis

X_i = Valor i-ésimo de los datos

\bar{x} = Media o promedio aritmético

n_i = Frecuencia absoluta de X_i

N = Cantidad de datos

S = Desviación estándar

Para las distribuciones zonales de las biomásas de grupos funcionales y taxonómicos, se realizaron regresiones exponenciales simples donde:

$$y = a e^{-b x}$$

y = Variable respuesta

x = Variable predictora

a, b = Coeficientes de regresión que describen la relación entre x e y .

De estas regresiones se obtiene una función exponencial cuya bondad de ajuste se mide por R^2 . El valor de R^2 varía entre 0 y 1, reflejando este último, mayor precisión del modelo, así como una mejor potencia predictiva sobre el conjunto de datos.

3.5. Estudio de la relación de los grupos funcionales con las variables ambientales

3.5.1 Modelos Aditivos Generalizados (GAMs)

Se aplicó modelos GAM (Hastie y Tibshirani, 1990; Venables y Ripley, 2002; Venables y Dichmont, 2004), cuyas siglas en inglés significan Generalized Additive Model, definido como un método semiparamétrico que mediante funciones suavizadas permite determinar la forma de la relación entre variables ambientales y bióticas (Piet, 2002; Cianelli *et al.*, 2008). Asimismo, se utilizó la librería “mgcv” del software estadístico R. En el presente estudio, las variables bióticas (variable respuesta) lo constituyen las biomásas de los grupos funcionales C, S y R desde el año 2000 al 2009; mientras que las variables predictoras, las variables ambientales registradas en dicho período de estudio, tales como temperatura, salinidad, oxígeno, nutrientes (nitratos, fosfatos, nitritos, silicatos), índice de afloramiento, índice de turbulencia y velocidad de viento. Se empleó la familia de distribución gaussiana, requiriéndose la normalización de las variables respuesta (biomásas de los grupos funcionales). Para la normalización de las biomásas de los grupos funcionales C, S y R, se utilizó la transformación potencial de Box-Cox, corrigiéndose sesgos en la distribución de errores y la heterocedasticidad (no homogeneidad de varianzas o varianzas desiguales).

Dichos modelos se desarrollaron con 249 observaciones de cada grupo funcional, representándose las funciones de suavizado con $\sim s()$ y las variables explicativas o predictoras, dentro de los paréntesis. Entre los términos de las salidas de dichos GAM, se obtuvieron:

% Dev: Porcentaje de desviación explicada, siendo mejores los valores más altos. Es una medida de bondad de ajuste.

GCV: Score de Validación Cruzada Generalizada, siendo mejores los valores más pequeños.

R^2 adj: Coeficiente de determinación ajustado, es el porcentaje de variación en la respuesta que es explicada por el modelo. A diferencia del R^2 (Coeficiente de determinación) que varía entre 0 y 1, el R^2 adj podría ser negativo por dos motivos: cuanto más se aproxime el número de variables independientes (k) al número de observaciones, o cuanto menor sea el coeficiente de determinación.

Asimismo, se determinó una ventana óptima ambiental (Alonso, 2004) que incluye rangos óptimos ambientales para cada grupo funcional, tomando en cuenta los valores de las variables físico-químicas reportadas para las biomásas más abundantes, por encima del 50 % de las observaciones) [(X +/- desviación estándar (intervalo)]

3.5.2 Análisis Multivariado

Para comprobar la asociación de los grupos funcionales con los factores ambientales, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) (Ter Braak, 1987) con el programa estadístico R (R Core Team, 2014). Se emplearon una matriz biológica y una matriz ambiental de iguales dimensiones, con las especies (46) y factores/variables ambientales (10) como columnas de cada matriz, mientras que las filas correspondieron a 249 observaciones espacio-temporales del período de estudio. Se empleó la función `cca()` del paquete `vegan`. Adicionalmente, se aplicó un Análisis Discriminante Lineal (ADL) para confirmar qué variables ambientales permitían diferenciar los grupos funcionales, se utilizó la función `lda()` del paquete `MASS`, usando el programa estadístico R (R Core Team, 2014).

IV. RESULTADOS

4.1. Grupos Funcionales

Se determinó un total de 292 especies fitoplanctónicas para el NECH. Usando la relación superficie/volumen (S/V) y el producto de la máxima dimensión lineal (MDL) con S/V se clasificaron 140 especies en el grupo funcional R, 133 especies en el grupo funcional S y 19 especies en el grupo funcional C (Figura 2). La biomasa individual de las especies estudiadas se presenta en el Anexo 2. Cabe destacar la existencia de algunas especies situadas entre dos grupos funcionales, las cuales fueron clasificadas en el grupo funcional más afín, según su morfometría y rol ecológico. En tal sentido, se detectaron 16 especies situadas en el área limítrofe de los 3 grupos funcionales (Anexo 3): R-C, S-R y C-S, representando cerca del 5 % del total de 292 especies clasificadas.

Con el fin de explorar la robustez de la clasificación morfométrica basada en características independientes, se graficaron las 292 especies en el espacio superficie/volumen (S/V) y máxima dimensión lineal (MDL) (Figura 3). La ventaja de esta representación es que permite constatar que la agrupación en grupos funcionales no es un artefacto de la dependencia de S/V en ambos ejes. Si bien cambió la distribución de la nube de puntos (de una relación positiva a una relación negativa), la agrupación de las especies en el nuevo espacio morfométrico permaneció invariante (Figura 3). Los grupos funcionales presentaron una mezcla de grupos taxonómicos (Tabla 3).

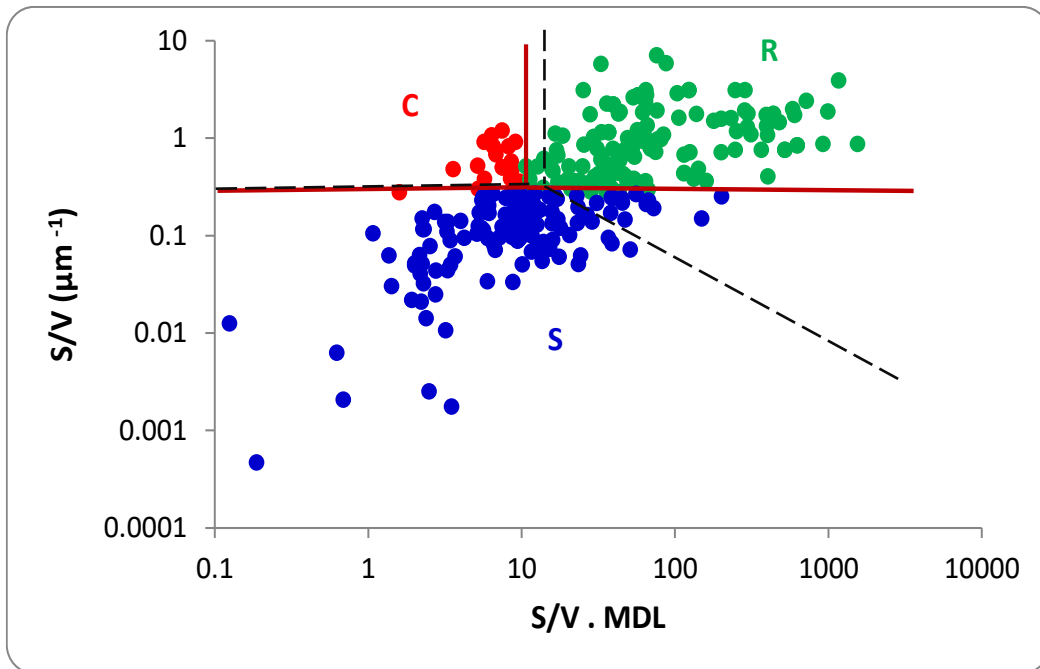


Figura 2. Ordenación morfométrica de 292 especies del fitoplancton del NECH según la relación superficie/volumen (S/V) y el producto de la máxima dimensión lineal (MDL) con S/V. Las líneas rojas indican los límites del NECH, mientras que las punteadas delimitan los límites de Reynolds (1988).

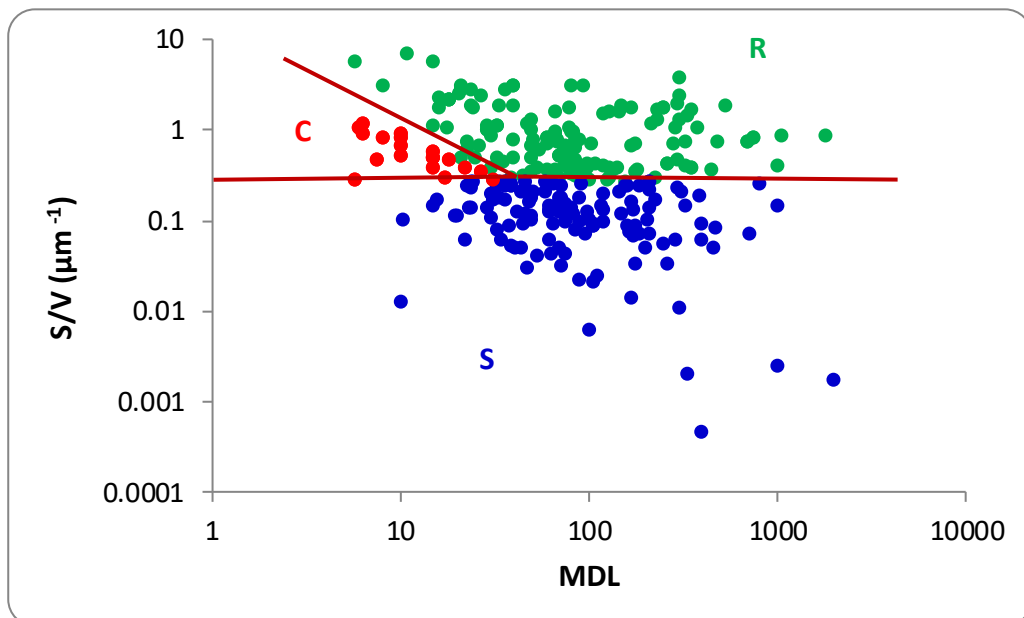





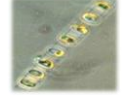





Figura 3. Ordenación morfométrica de 292 especies del fitoplancton del mar peruano según la relación superficie/volumen (S/V) y la máxima dimensión lineal (MDL).

Tabla 3. Especies fitoplanctónicas representativas de cada grupo funcional.

Especie	C (Competitivas)	S (Tolerantes al estrés)	R (Ruderales)
<i>Akashiwo sanguinea</i>			
<i>Coscinodiscus perforatus</i>			
<i>Prorocentrum micans</i>			
<i>Eucampia zoodiacus</i>			
<i>Detonula pumila</i>			
<i>Skeletonema costatum</i>			
<i>Thalassionema nitzschioides</i>			
<i>Emiliania huxleyi</i>			
<i>Alexandrium</i> sp.			

Grupo Funcional C

Estuvo conformado por 19 especies (7 %): 1 grupo de nanoflagelados no determinados, 10 especies de cocolitofóridos, 5 especies de diatomeas y 3 especies de dinoflagelados (Figura 4). Sus cocientes S/V fueron mayores a $0.27 \mu\text{m}^{-1}$ y sus valores de S/V. MDL menores a 10 (Figura 2). El grupo que contribuyó con mayores biomásas, además de ser el más frecuente, fue el grupo de los nanoflagelados con 0.01 g m^{-3} y 98.39 % de frecuencia. Cocolitofóridos como

Emiliana huxleyi (Lohmann, 1902), también tuvieron frecuencia considerable para el presente período de estudio con 58.84 %.

Entre las especies del grupo funcional C se registró una mayor diversidad de especies de cocolitofóridos como *Emiliana huxleyi* y *Gephyrocapsa oceanica* (Kamptner, 1943) y de nanoflagelados, representando estos últimos, el 50% de dicho grupo funcional. Cabe destacar la presencia de 3 dinoflagelados como *Alexandrium* sp. (Balech y Tangen, 1985), *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D.Dodge, 1975 y *Protoperidinium balechii*, (Balech, 1988) por ser las dos primeras especies, productoras de floraciones algales nocivas (Figura 4).

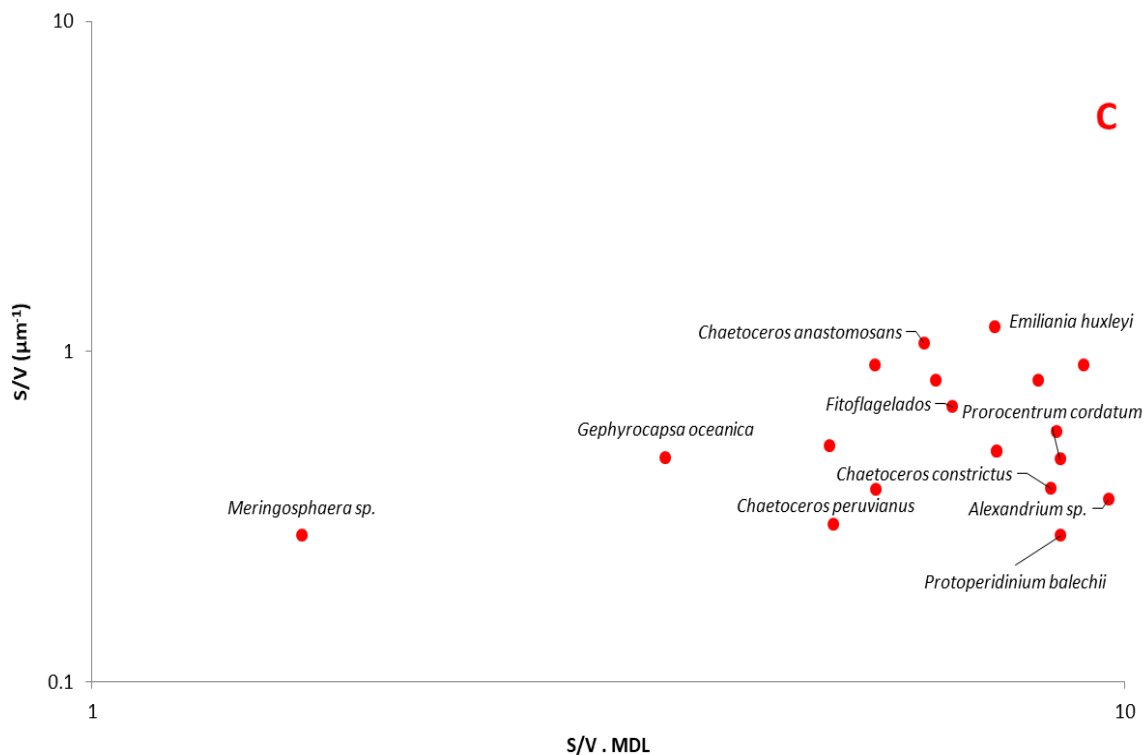


Figura 4. Diagrama de dispersión logarítmica del grupo funcional C (19 especies).

Grupo Funcional S

Estuvo conformado por 133 especies (45 %): 70 especies de dinoflagelados, 54 especies de diatomeas, 4 especies de cocolitofóridos, 3 especies de silicoflagelados y 2 especies de fitoflagelados que serán considerados en adelante como noflagelados (Figura 5). Presentaron cocientes S/V menores a $0.27 \mu\text{m}^{-1}$ y valores de S/V. MDL mayores a 0.1 (Figura 2). Sin embargo, las especies con mayores biomásas fueron diatomeas como *Ethmodiscus gazellae* (C. Janisch ex Grunow) Hustedt, 1928 (0.83 g m^{-3}), así como el dinoflagelado atecado *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka, 1922) HANSEN y Moestrup, 2000 (0.11 g m^{-3}).

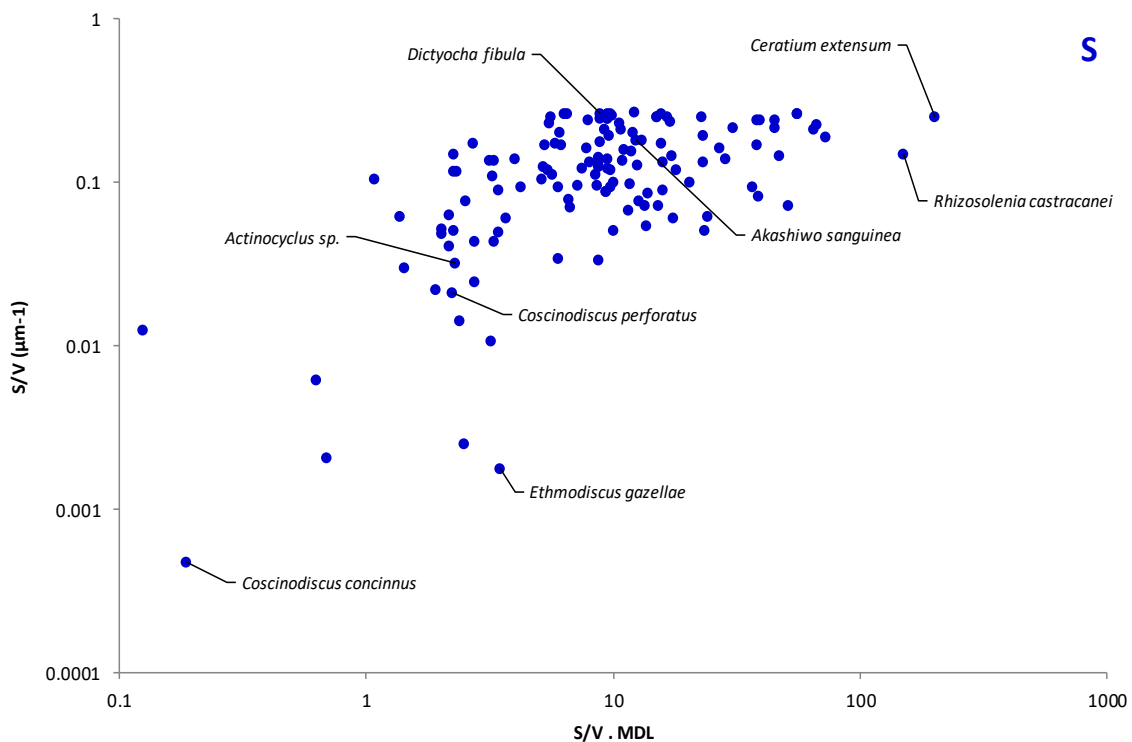


Figura 5. Diagrama de dispersión logarítmica del grupo funcional S (133 especies).

Las especies del grupo funcional S de mayor frecuencia fueron, diatomeas centrales como *Coscinodiscus perforatus* (43.57 %), *Actinocyclus* sp. (38.76 %), y el silicoflagelado *Dictyocha fibula* (Ehrenberg, 1839) (52.21 %).

En este grupo funcional se registró una mayor diversidad de especies de diatomeas centrales del género *Coscinodiscus* sp. como *C. perforatus* (Ehrenberg, 1844), *C. granii* (Gough, 1905), *C. wailesii* (Gran y Angst, 1931), *C. radiatus* (Ehrenberg, 1840), del género *Thalassiosira*. como *T. angulata* (Gregory, 1857) Hasle, 1978, *T. anguste-lineata* (Schmidt) G.Fryxell y Hasle, 1977, *T. subtilis* (Ostenfeld, 1899) Gran, 1900, *T. cf. partheneia*, y especies como *Neocalyptrella robusta* (Norman ex Ralfs, 1861) Becerril y Del Castillo, 1997, *Rhizosolenia castracanei* (Peragallo, 1888), *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze, 1858) y *Planktoniella sol* (Wallich, 1860) Schütt, 1892; asimismo, se presentaron dinoflagelados de aguas cálidas como *Tripos extensus* (Gourret, 1883) Cleve-Euler, 1900, *Tripos macroceros* (Ehrenberg, 1841) Gómez, 2013, *T. massiliensis* (Gourret, 1883) Gómez, 2013 y *T. gibberus* (Gourret, 1883), así como el dinoflagelado causante de floraciones algales nocivas *Akashiwo sanguinea*; silicoflagelados como *Dictyocha fibula* y *Octactis octonaria* (Ehrenberg, 1844) Hovasse, 1946, euglenozoos como *Eutreptiella gymnastica* (Thronsen, 1969) y cocolitofóridos como *Helicosphaera carteri* (Wallich, 1877) Kamptner, 1954. Los dinoflagelados conformaron el 64% del grupo funcional S.

Grupo Funcional R

Estuvo conformado por 140 especies (48 %): 95 especies de diatomeas, 36 especies de dinoflagelados, 7 cocolitofóridos y 2 especies de nanoflagelados

(Figura 6). Las especies que conformaron este grupo funcional presentaron cocientes S/V mayores a $0.27 \mu\text{m}^{-1}$ y valores de S/V.MDL mayores a 10 (Figura 2). Entre las especies con mayores biomásas individuales, destacaron diatomeas como *Thalassionema nitzschioides* (Grunow, 1862) Mereschowsky, 1902 (0.53 g m^{-3}), *Porosira* sp. (Jorgensen, 1905) (0.10 g m^{-3}), *Detonula pumila* (Castracane 1886) Gran, 1900 (0.05 g m^{-3}), *Asterionellopsis glacialis* (Castracane, 1886) Gran, 1900 (0.04 g m^{-3}). Las diatomeas representaron el 62% del grupo funcional R. Las especies con mayor frecuencia para el período de estudio (2000-2009) fueron fitoflagelados como *Leucocryptos marina* (Braarud, 1935) Butcher, 1967 (61.65 %), diatomeas pennadas como *T. nitzschioides* (55.02 %), diatomeas como las del Grupo *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve, 1897) Heiden, 1928 (57.43 %), *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg, 1839) Reimann y Lewin, 1964 (55.62%), *Navicula* sp. (Saint-Vincent, 1822) (52 %), *Pleurosigma* sp. (Smith, 1852) (38 %), *Leptocylindrus danicus* (Cleve, 1889) (32.7 %), *Chaetoceros debilis* (Cleve, 1894) (31 %), *Skeletonema costatum* (Greville, 1865) Cleve, 1873 (29 %) y dinoflagelados como *Tripos furca* (Ehrenberg, 1834) Gómez, 2013 (33.73%). La mayor diversidad de especies se presentó en el grupo funcional R, con diatomeas, principalmente de las fases iniciales de la sucesión, como del género *Chaetoceros*: *Ch. affinis* (Lauder, 1864), *Ch. didymus* (Ehrenberg, 1845), *Ch. lorenzianus* (Grunow, 1863), *Ch. curvisetus* (Cleve, 1889), *S. costatum*, *L. danicus*, *D. pumila*, cuyas células dispuestas en cadena las capacita para presentar una mayor superficie para la captación de nutrientes y luz, siendo generadoras de floraciones algales, principalmente en verano-otoño y primavera.

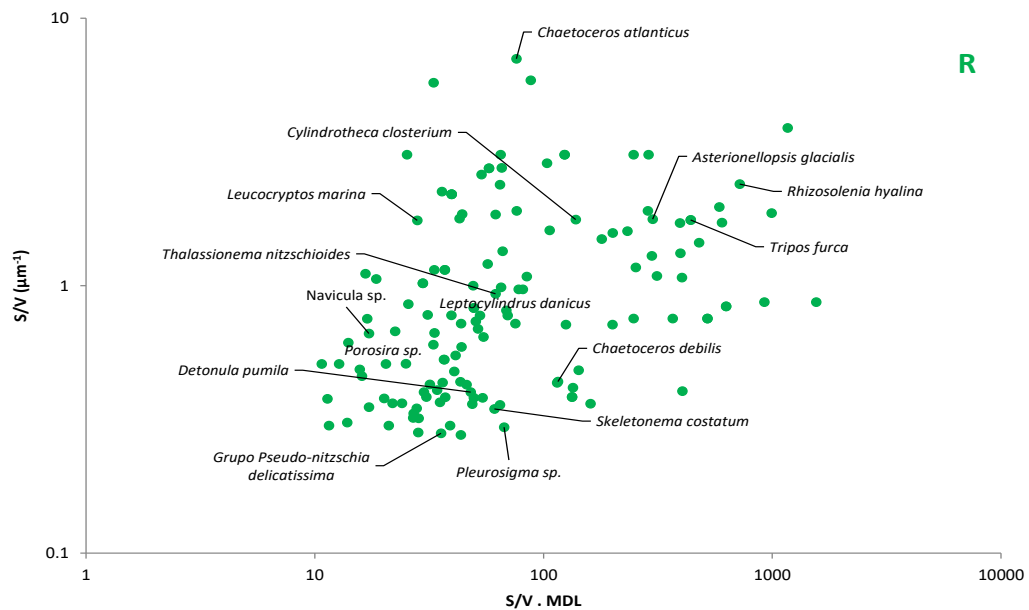


Figura 6. Diagrama de dispersión logarítmica del grupo funcional R (140 especies).

También se presentaron diatomeas de fases intermedias de la sucesión como *Ditylum brightwellii* (West, 1860) Grunow, 1885, *A. glacialis*, *Hemiaulus sinensis* (Greville, 1865), así como diatomeas potencialmente tóxicas del Grupo *P. delicatissima*, *Pseudo-nitzschia pungens* (Cleve, 1897) Hasle, 1993. Entre algunas diatomeas características de aguas cálidas se registraron algunas especies de *Chaetoceros* como *Ch. messanensis* (Castracane, 1875), *Ch. radicans* (Schütt, 1895), *Ch. convolutus* (Castracane, 1886), *Ch. concavicornis* (Mangin, 1917); además de *Lioloma delicatulum* (Cupp, 1943) Hasle, 1996 y *L. pacificum* (Hasle, 1997). Asimismo, dentro del grupo funcional R estuvieron comprendidos dinoflagelados cosmopolitas como *Tripos furca*, *T. fusus* (Ehrenberg, 1834) Dujardin, 1841, *T. muelleri* (Bory de Saint-Vincent, 1824); dinoflagelados potencialmente tóxicos como *Dinophysis caudata* (Bory de Saint-Vincent, 1824); dinoflagelados del género *Prorocentrum* con especies tanto planctónicas como

bentónicas, formadoras de floraciones algales nocivas: *P. neogracile* (Schütt, 1895), *P. cf. balticum* (Lohmann, 1908) Loeblich III, 1970, *P. rostratum* (Stein, 1883)); así como dinoflagelados de aguas cálidas como *Dinophysis hastata* (Stein, 1883), *D. doryphorum* (Stein, 1883) Balech, 1967, *D. ovum* (Schütt, 1895), *Pyrocystis fusiformis* (Thomson, 1876), *Protoperidinium longipes* (Balech, 1974), *P. tenuissimum* (Kofoid, 1907) BALECH, 1974, entre otros. Finalmente, en el grupo funcional R también se presentaron algunas especies de cocolitofóridos como *Anoplosolenia brasiliensis* (Lohmann, 1919) DEFLANDRE, 1952, *Calciosolenia murrayi* (Gran, 1912)) y nanoflagelados (*L. marina*).

El porcentaje de coincidencia entre la clasificación morfométrica y la clasificación ecológica, fue alta para los grupos funcionales C y S (porcentaje de coincidencia de 89 y 90 %, respectivamente), sin embargo fue menor para el grupo funcional R (porcentaje de coincidencia del 52 %), posiblemente debido a que las especies que conforman dicho grupo exhiben una mayor variabilidad morfológica debido a la plasticidad fenotípica que les ha permitido adaptarse a condiciones del afloramiento costero.

4.3. Determinación de patrones espacio-temporales de grupos funcionales y taxonómicos del fitoplancton

4.3.1. Variación espacial

4.3.1.1. Variación latitudinal

El análisis de Kruskal-Wallis encontró diferencias significativas de las biomásas entre latitudes para el grupo funcional S ($p < 0.05$) y para los grupos taxonómicos de las diatomeas ($p < 0.05$) y dinoflagelados ($p < 0.05$) (Tablas 4 y 5).

Posteriormente, se aplicó el test de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis para determinar diferencias entre pares de latitudes, obteniéndose para el grupo funcional S, mayores diferencias entre Punta Falsa y Chimbote (6-9 °LS), mientras que, para los dinoflagelados, entre Paita y Callao (5-12 °LS) y Punta Falsa con Callao (6-12 °LS). Estos resultados no apoyan la primera hipótesis planteada.

Tabla 4. Valores p obtenidos en las pruebas estadísticas de Kruskal-Wallis para grupos funcionales del fitoplancton (por latitudes, longitudes, estaciones climáticas y años). En negrita valores significativos ($p < 0.05$).

Grupo funcional	Latitudes	Longitudes	Estaciones	Años
C	0.8120	0.4433	0.0001	0.0001
S	0.0005	0.0000	0.0034	0.0030
R	0.2109	0.0000	0.0013	0.0024

Tabla 5. Valores p obtenidos en las pruebas estadísticas de Kruskal-Wallis para grupos taxonómicos del fitoplancton (por latitudes, longitudes, estaciones climáticas, años). En negrita valores significativos ($p < 0.05$).

Grupo taxonómico	Latitudes	Longitudes	Estaciones	Años
Diatomeas	0.0411	0.0000	0.0029	0.0600
Dinoflagelados	0.0000	0.0001	0.0000	0.0020
Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae, Xantophyceae	0.8716	0.0590	0.0004	0.0094
Cocolitofóridos	0.8904	0.8343	0.1838	0.0030
Silicoflagelados	0.0890	0.0005	0.0018	0.0100
Euglenozoos	0.5046	0.3031	0.8143	0.0390

Las biomásas de los grupos funcionales R y S mostraron distribución latitudinal similar de aumento hacia el sur, pero el grupo funcional S tuvo un máximo de biomasa frente a Callao (1.130 g m^{-3}) y el grupo funcional R frente a Chimbote (0.761 g m^{-3}) (Figura 7). Frente al Callao, las especies del grupo funcional S que contribuyeron más al máximo fueron especies neríticas de fases intermedias como *Eucampia zoodiacus*, *Guinardia delicatula*, *Thalassiosira anguste-lineata*, *T. angulata*, *Cerataulina pelagica* y *Actinocyclus* sp. (diatomeas); algunas especies oceánicas como *Rhizosolenia castracanei* y *Chaetoceros dichaeta* (diatomeas); así como especies formadoras de floraciones algales nocivas como *Akashiwo sanguinea* (dinoflagelado). Frente a Chimbote, las especies del grupo funcional R que destacaron, aportando al máximo núcleo, fueron especies características de condiciones de afloramiento activo, de tamaño intermedio, delgadas y dispuestas en cadenas como *Chaetoceros debilis*, *Ch. curvisetus*, *Ch. compressus*, *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, *Asterionellopsis glacialis* (diatomeas), algunas especies potencialmente tóxicas como del Grupo *Pseudo-nitzschia delicatissima* (diatomea), así como especies mixotróficas del género *Prorocentrum* spp (dinoflagelado). Un patrón latitudinal inverso de disminución hacia el sur presentó el grupo funcional C, con valores más bajos de biomasa que los grupos S y R (Figura 7b). Dicho grupo tuvo un máximo de biomasa (0.025 g m^{-3}) en la zona norte, frente a Paita y Punta Falsa para luego decrecer en el resto de perfiles hacia el sur. Fueron los nanoflagelados y *Emiliania huxleyi* (cocolitofórido) que contribuyeron principalmente al máximo del grupo funcional C. El cálculo de la kurtosis de la distribución latitudinal de las biomásas de los grupos funcionales y de las clases taxonómicas, resultó con menores valores de kurtosis para los grupos

funcionales C y S (-1.72 y -1.40, respectivamente) que los grupos taxonómicos (por ej: cocolitofóridos: -1.576, dinoflagelados: -0.453) lo que no apoya la primera hipótesis planteada.

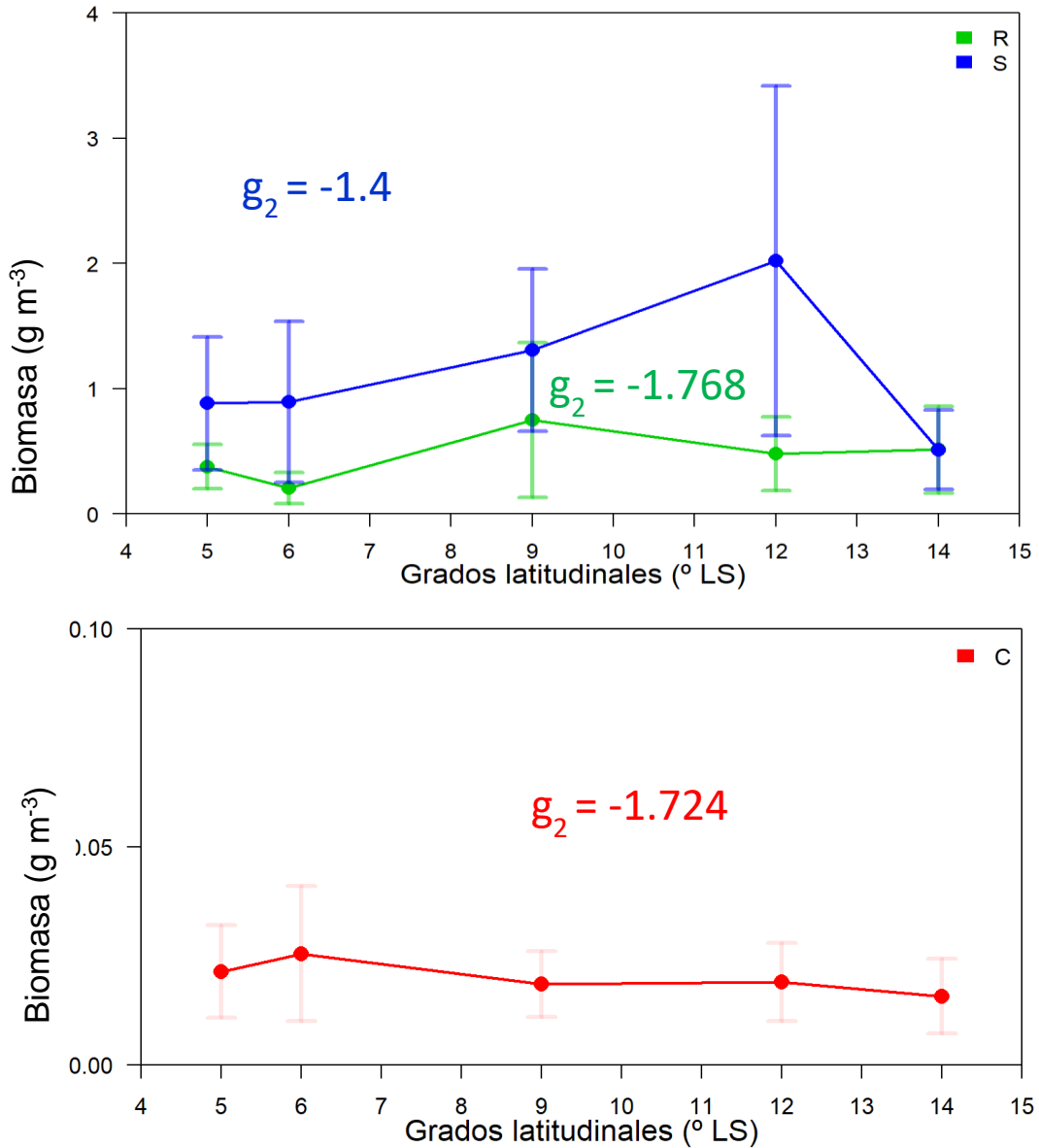


Figura 7. Variación latitudinal de las biomásas de los grupos funcionales del fitoplancton (2000-2009). Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %. Grupos funcionales R y S (arriba) y grupo funcional C (abajo). Se presentan los valores de kurtosis.

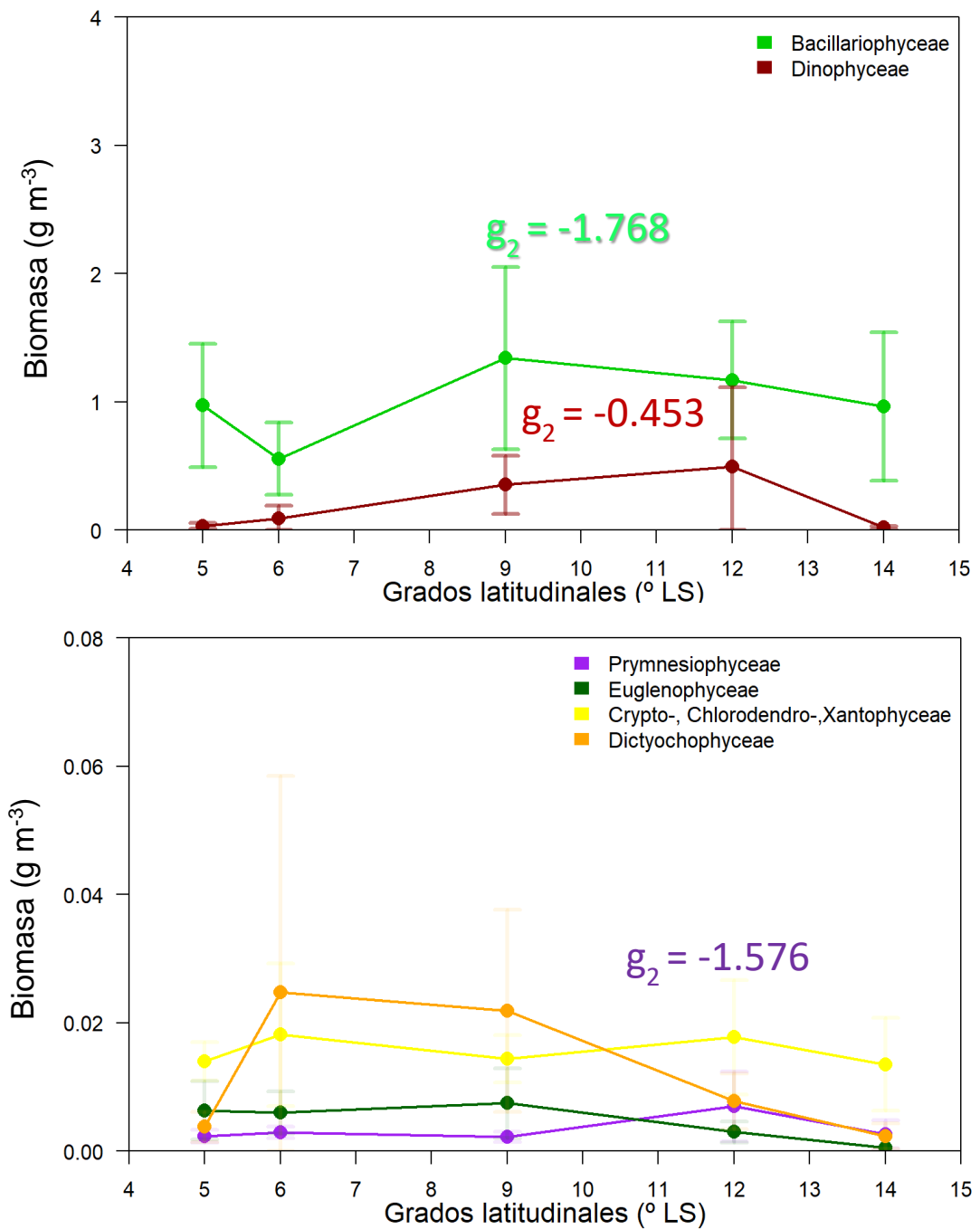


Figura 8. Variación latitudinal de las biomásas de las clases taxonómicas del fitoplancton: Bacillariophyceae (diatomeas), Dinophyceae (dinoflagelados) (arriba); Dictyochophyceae (silicoflagelados), Euglenophyceae (euglenozoos), Prymnesiophyceae (cocolitofóridos) y Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae, Xantophyceae (abajo) durante el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %. Se presentan los valores de kurtosis.

La variación latitudinal de la biomasa de los grupos taxonómicos siguió un patrón espacial distinto al de los grupos funcionales, con las mayores biomásas de las diatomeas frente a Chimbote (9° S); mientras que las mayores biomásas de dinoflagelados se presentaron frente a Callao (12° S). Asimismo, las biomásas de los Dictyochophyceae (silicoflagelados), Euglenophyceae (euglenozoos), Prymnesiophyceae (cocolitofóridos), así como de Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae, Xantophyceae, no mostraron un patrón latitudinal marcado (Figura 8).

4.3.1.2. Variación longitudinal

El análisis de Kruskal-Wallis encontró diferencias significativas en las biomásas entre longitudes para los grupos funcionales R ($p < 0.05$) y S ($p < 0.05$) y para los grupos taxonómicos de diatomeas ($p < 0.05$) y dinoflagelados ($p < 0.05$) (Tablas 4 y 5). Al aplicar el test de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis, se obtuvo mayores diferencias significativas en el grupo funcional S entre las distancias a costa de 20-60 mn, 20-80 mn, 20-100 mn, 20-120 mn, 20-140 mn y 20-180 mn; en comparación con los dinoflagelados, los cuales sólo presentaron diferencias entre 20-80 mn, 20-100 mn y 20-120 mn. El grupo funcional R presentó diferencias similares comparadas a las diatomeas. Además, los límites de confianza de los grupos funcionales son más precisos que el de los grupos taxonómicos. Estos resultados apoyan la primera hipótesis planteada.

La distribución zonal de la biomasa de los grupos funcionales R y S, mostró un patrón similar de decrecimiento hacia mar adentro, con máximas biomásas medias dentro de las 20 mn, con 0.786 g m^{-3} y 1.286 g m^{-3} , respectivamente (Figura

9a), además de algunos picos intermedios a 40 y 60 mn del grupo funcional R, así como picos a 40, 80 y 160 mn del grupo funcional S. Los valores mínimos de ambos grupos se registraron principalmente entre las 180 y 300 mn, hacia la parte oceánica. Las mayores biomásas en la franja costera correspondieron a floraciones algales producidas por especies del grupo funcional S como *Akashiwo sanguinea* y *Prorocentrum micans* (dinoflagelados); especies de fases intermedias como *Actinocyclus* sp., *Cerataulina pelagica*, *Thalassiosira anguste-lineata*, *T. subtilis* (diatomeas) y por especies del grupo funcional R propias de afloramiento, entre éstas, *Asterionellopsis glacialis*, *Ch. compressus*, *Ch. debilis*, *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* y *Detonula pumila* (diatomeas). Algunas especies de aguas cálidas del grupo funcional S como *Rhizosolenia castracanei* y *Pseudosolenia calcar-avis* (diatomeas), se registraron entre las 20 y 40 mn. Cabe destacar que valores atípicos de biomásas como los producidos por floraciones algales de la especie del grupo funcional R como *Tripus fusus* v. *fusus* ($2 \times 10^{11} \text{ g m}^{-3}$) fueron excluidos del análisis espacio-temporal del fitoplancton.

El grupo funcional C presentó biomásas medias menores a 0.05 g m^{-3} en todos los transectos longitudinales, con un valor máximo de 0.037 g m^{-3} a 60 mn (Figura 9), valores intermedios a 20 y 100 mn y los valores mínimos por fuera de las 100 mn, siendo las principales especies, el cocolitofórido *Emiliana huxleyi* y los nanoflagelados (criptofitas, pelagofitas, prasinofitas, clorofitas). La distribución longitudinal de la biomasa de los grupos taxonómicos mostró varios picos en la franja costera, dentro de las 40 mn, para las diatomeas; mientras que, para los dinoflagelados, las mayores biomásas se dieron dentro de las 20 mn. Entre los otros

grupos taxonómicos, fueron los silicoflagelados y nanoflagelados, que presentaron las mayores biomásas dentro de las 40 mn (Figura 10). Para la comprobación de las hipótesis planteadas se realizaron regresiones exponenciales simples, evaluándose las biomásas de grupos funcionales y taxonómicos respecto a la distribución longitudinal. Al respecto, los grupos funcionales presentaron principalmente mayores coeficientes de correlación entre biomasa y longitud: C ($R^2 = 0.62$, $p = 0.0023$), S ($R^2 = 0.87$, $p = 1.2 \text{ e-}05$) y R ($R^2 = 0.79$, $p = 8.92 \text{ e-}06$), por lo que éstos presentaron distribuciones zonales mejor definidas que los grupos taxonómicos: cocolitofóridos ($R^2 = 0.34$, $p = 0.08$), nanoflagelados ($R^2 = 0.60$, $p = 0.005$), dinoflagelados ($R^2 = 0.76$, $p = 2.24 \text{ e-}05$), diatomeas ($R^2 = 0.83$, $p = 2.79 \text{ e-}06$), lo cual apoya parcialmente la primera hipótesis planteada.

4.3.2. Variación temporal

4.3.2.1. Variación estacional

El análisis de Kruskal-Wallis encontró diferencias significativas entre estaciones para los grupos funcionales C, S y R ($p < 0.05$) y para los grupos taxonómicos de las diatomeas, dinoflagelados, silicoflagelados y las Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae y Xantophyceae ($p < 0.05$). Al aplicar el test de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis, se obtuvo mayores diferencias significativas en el grupo funcional C entre las estaciones de primavera-verano seguidamente de invierno-primavera, en comparación con las Prymnesiophyceae (cocolitofóridos), Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae y Xantophyceae, presentando estas últimas clases, las mayores diferencias significativas entre invierno-primavera y luego en primavera-verano.

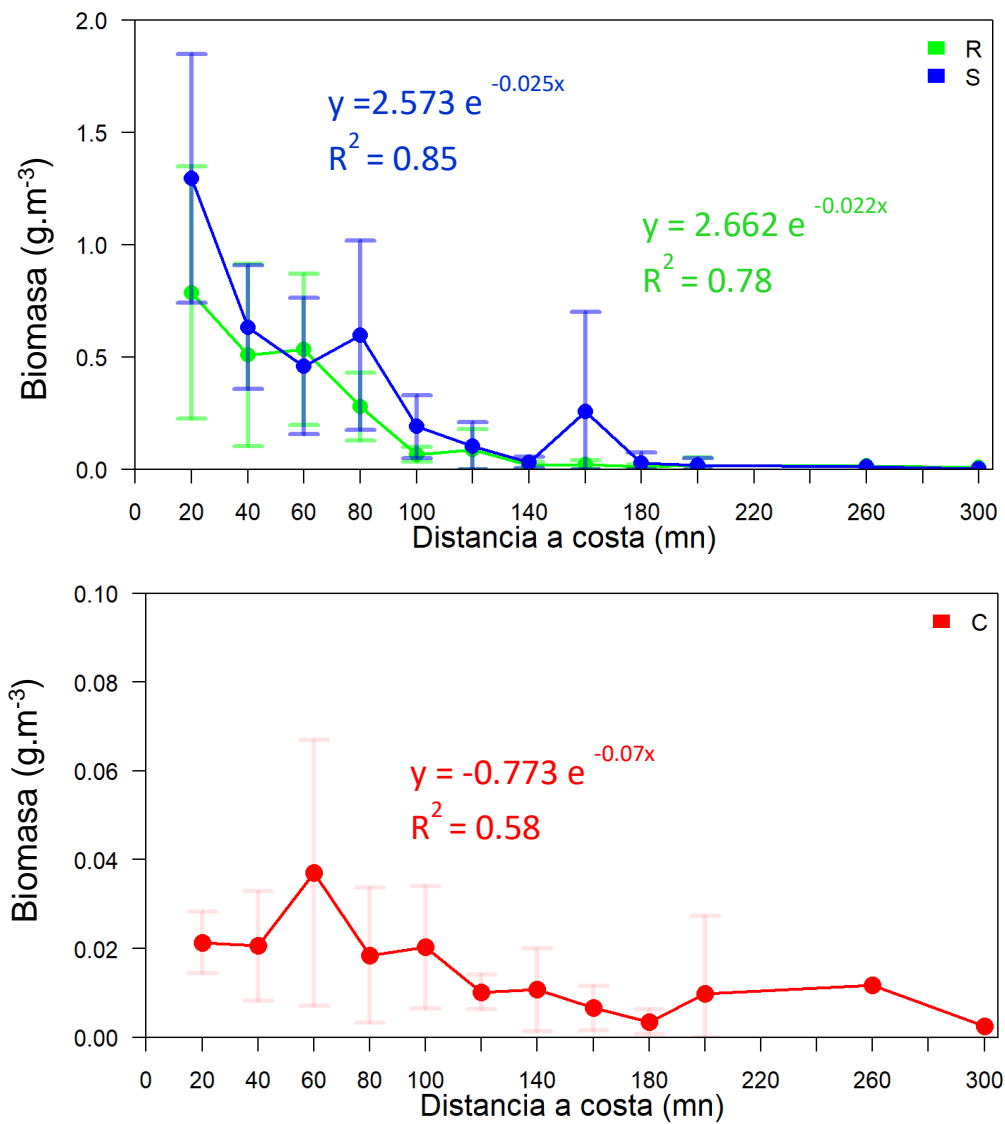


Figura 9. Variación longitudinal de las biomazas de los grupos funcionales del fitoplancton (2000-2009). Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %. Grupos funcionales R y S (arriba) y grupo funcional C (abajo).

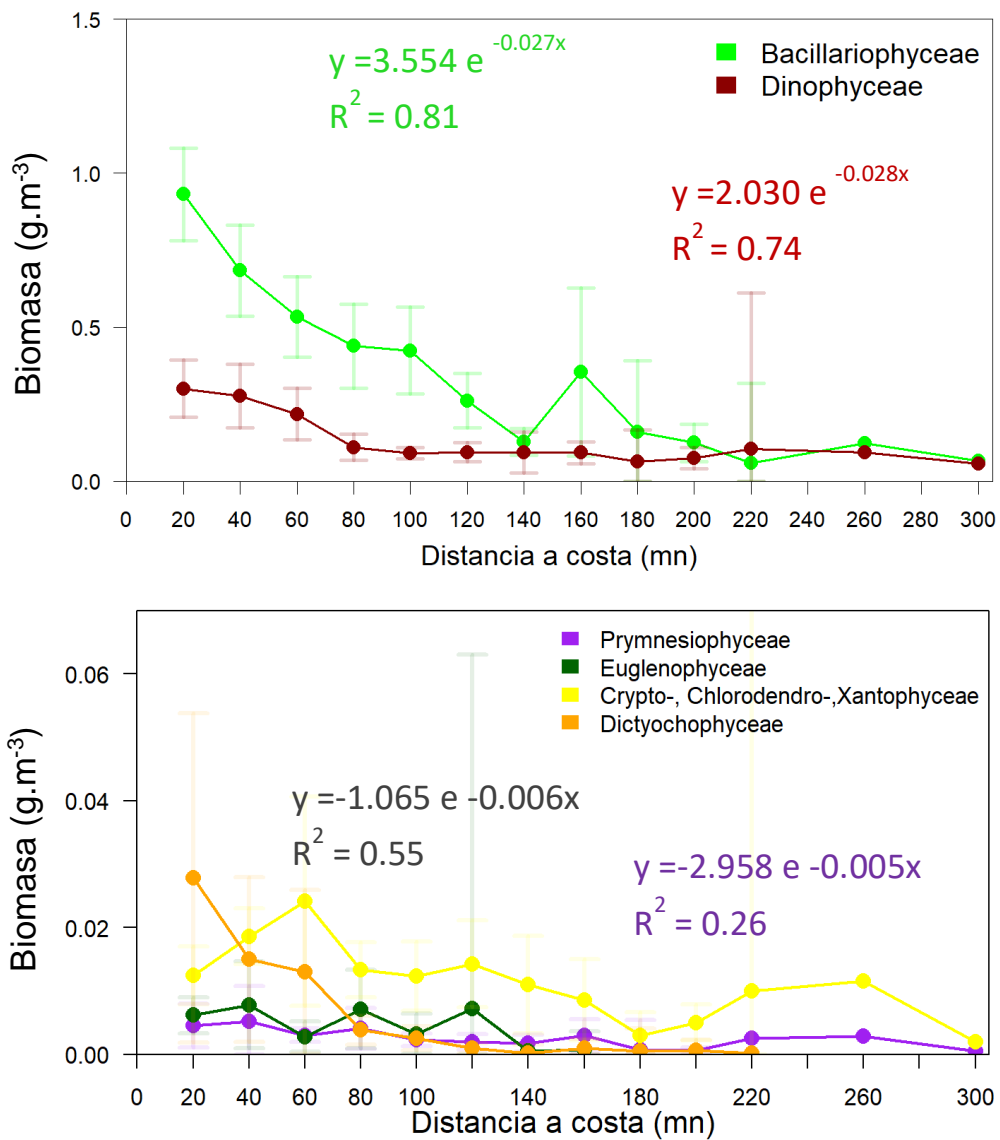


Figura 10. Variación longitudinal de las biomásas de las clases taxonómicas del fitoplancton: Bacillariophyceae (diatomeas), Dinophyceae (dinoflagelados) (arriba); y cocolitofóridos (Prymnesiophyceae), Euglenophyceae (euglenozoos), Dictyochophyceae (silicoflagelados) y Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae, Xantophyceae (abajo) durante el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

Respecto al grupo funcional S, se encontraron diferencias significativas principalmente entre primavera-verano e invierno-primavera, mientras que para la Clase Dinophyceae (dinoflagelados) fueron mayores las diferencias entre primavera-verano e invierno-verano. Las Dictyochophyceae (silicoflagelados) presentaron diferencias significativas entre primavera-verano e invierno-primavera.

Finalmente, en el grupo funcional R, se encontró mayores diferencias significativas entre primavera-verano en comparación a la Clase Bacillariophyceae (diatomeas) para las mismas estaciones. Sin embargo, las diatomeas también fueron significativamente diferentes entre invierno-primavera. Las diferencias significativas encontradas entre estaciones climáticas para los grupos funcionales C, S y R en contraposición a la significancia para solo 4 grupos taxonómicos, apoya la primera hipótesis.

En la figura 11 se muestra la variación estacional de los grupos funcionales del fitoplancton, donde se evidencia una estacionalidad más marcada en los grupos funcionales S y R que en el C, registrándose las mayores biomásas promedio de los dos primeros grupos en verano; mientras que la del grupo C se dio en primavera. Los valores máximos de las biomásas en verano (1.038 g m^{-3}) correspondieron principalmente a floraciones algales nocivas producidas por especies de los grupos funcionales S como *A. sanguinea* (dinoflagelado) y a floraciones algales de diatomeas como *Cerataulina pelagica*, *Thalassiosira anguste-lineata*, *Eucampia zoodiacus*, *Guinardia delicatula*, *Thalassiosira subtilis* y *Coscinodiscus centralis* (diatomeas).

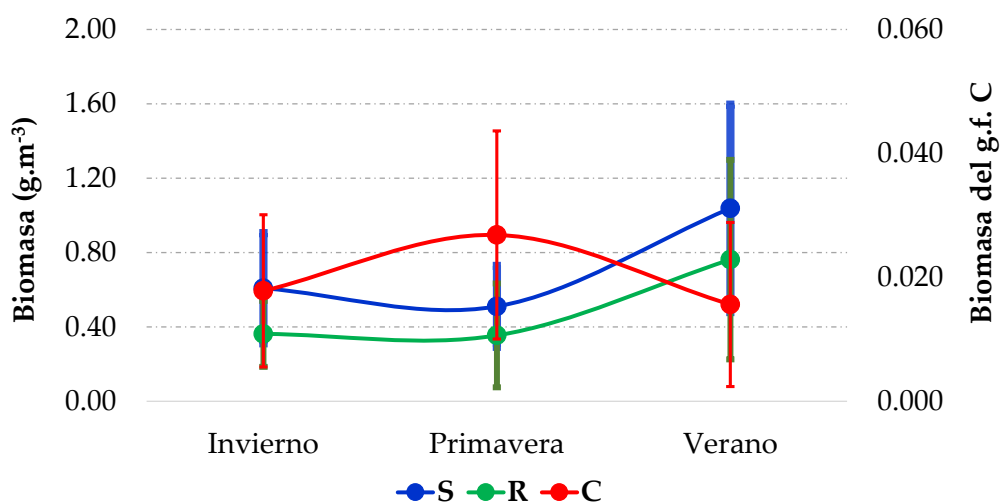


Figura 11. Variación estacional de las biomásas de grupos funcionales del fitoplancton para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

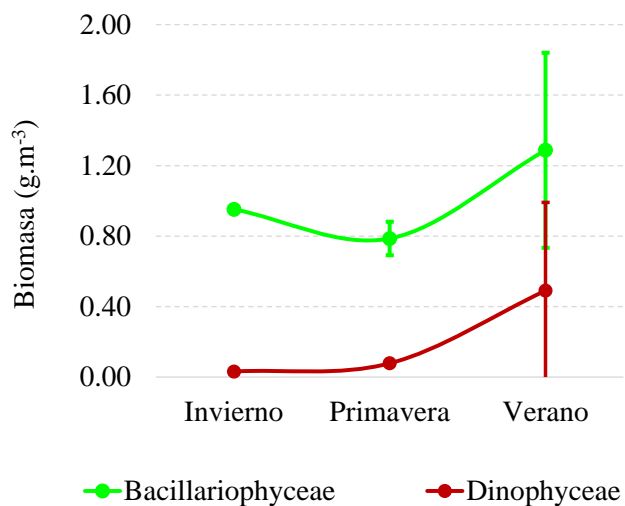


Figura 12. Variación estacional de las biomásas de clases taxonómicas del fitoplancton para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

A su vez, la alta biomasa de verano del grupo funcional R (0.763 g m^{-3}) se debió a floraciones algales inocuas de *A. glacialis*, *Ch. lauderi*, *Ch. compressus*, *Detonula pumila*, *Ch. debilis*, *Leptocylindrus danicus*, *Porosira* sp. (diatomeas). Algunas especies de aguas cálidas del grupo funcional S como *Rhizosolenia castracanei* y *Pseudosolenia calcar-avis* (diatomeas), se registraron en invierno, entre las 20 y 40 mn.

En general, las biomásas del grupo funcional C fueron bajas, alcanzando su valor máximo (0.027 g m^{-3}) en primavera, debido a las mayores biomásas de nanoflagelados, principalmente. La figura 12 muestra la variación estacional de las biomásas de los grupos taxonómicos del fitoplancton, registrándose las mayores biomásas de diatomeas y dinoflagelados durante el verano, mientras que la de los nanoflagelados (Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae y Xanthophyceae), durante la primavera.

4.3.2.2. Variación interanual

El análisis de Kruskal-Wallis encontró diferencias significativas en las biomásas entre años en los grupos funcionales C ($p < 0.05$) y S ($p < 0.05$) y en los grupos taxonómicos de dinoflagelados ($p < 0.05$), y las clases Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae y Xanthophyceae ($p < 0.05$), cocolitoforidos ($p < 0.05$), silicoflagelados ($p < 0.05$) y euglenofitas ($p < 0.05$). El análisis de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas en el grupo funcional C entre los pares de años 2000-2002, 2000-2006, 2000-2007, 2005-2006 y 2006-2008, mientras que en los grupos taxonómicos se encontraron diferencias en los

dinoflagelados entre los años 2004-2008 y 2004-2009, en las clases Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae y Xantophyceae, entre 2000-2002, en cocolitofóridos entre 2004-2006 y en silicoflagelados entre 2005-2006.

Las fluctuaciones interanuales de las biomásas de los grupos funcionales mostraron biomásas máximas para los tres grupos funcionales en el 2001, seguidamente para el grupo funcional S en el 2004; el grupo funcional R mostró valores máximos en los años 2007 y 2009; y finalmente sólo en el 2005 y 2008 se dieron las máximas biomásas del grupo funcional C (Figura 13). La variación interanual de las clases taxonómicas se muestra en las Figuras 14 y Figuras 14a, 14b, 14c y 14d.

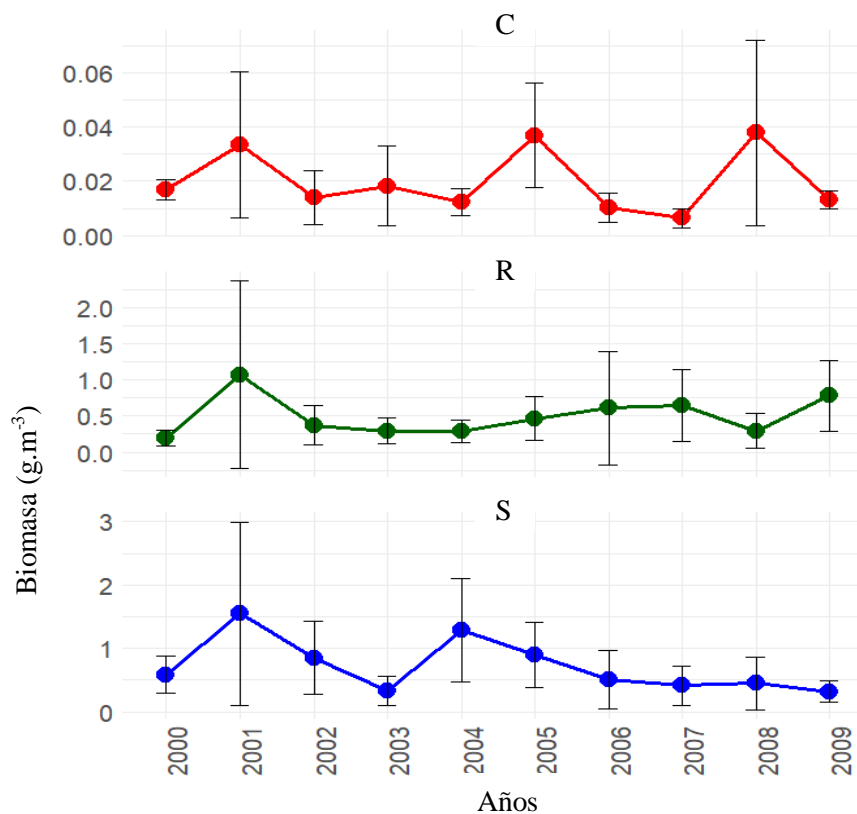


Figura 13. Variación interanual de las biomásas de los grupos funcionales C (arriba), R (medio) y S (abajo) del fitoplancton para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

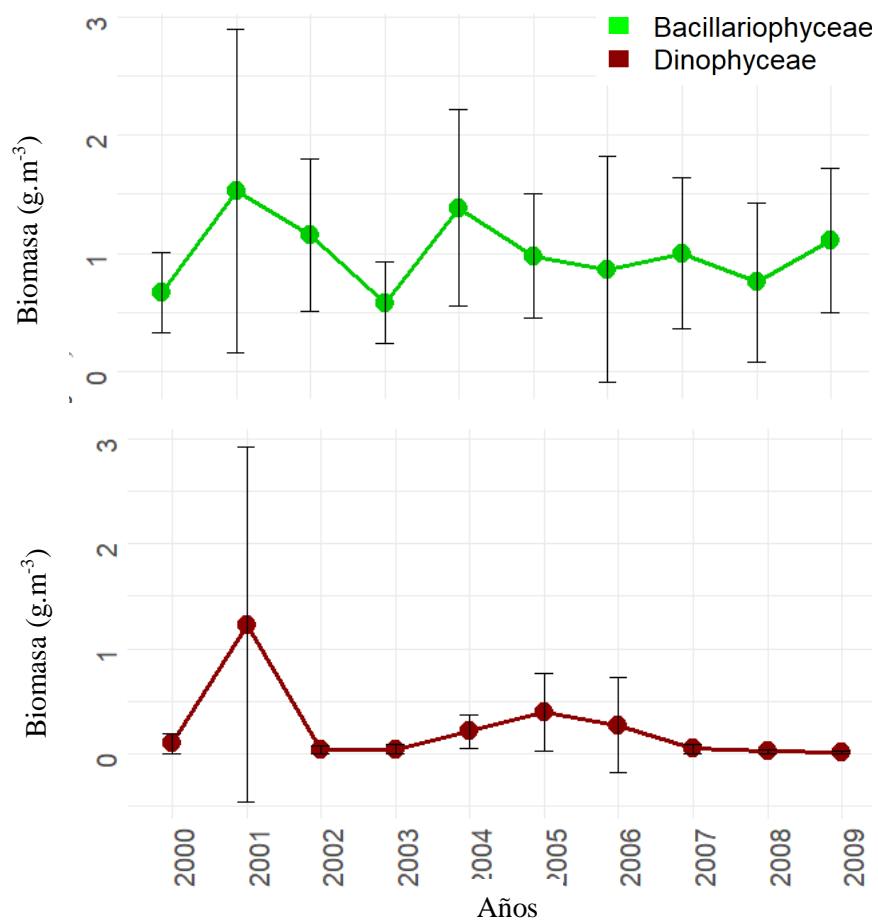


Figura 14. Variación interanual de las biomásas de las clases taxonómicas del fitoplancton Bacillariophyceae (diatomeas) (arriba), Dinophyceae (dinoflagelados) (abajo) para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

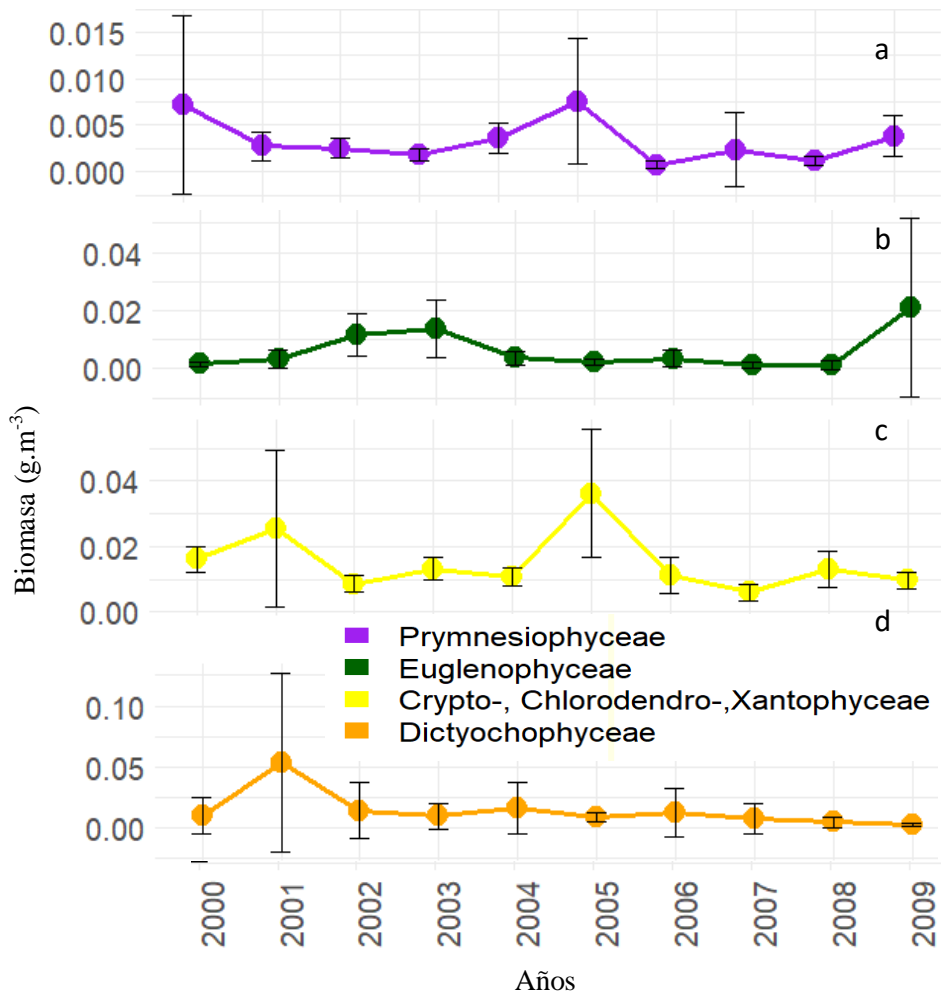


Figura 14. Variación interanual de las biomásas de las clases taxonómicas del fitoplancton: Prymnesiophyceae (cocolitofóridos) (a), Euglenophyceae (euglenozoos) (b), Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae, Xantophyceae (c) y Dictyochophyceae (silicoflagelados) (d) para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

4.3.2.3 Impacto del ENSO sobre la variación temporal de los grupos funcionales

Durante el presente período de estudio (2000-2009), según el Índice Térmico Costero Peruano (ITCP) desarrollado por Quispe-Ccalluari *et al.*, 2018 para el Sistema de Afloramiento Peruano, se identificaron cuatro periodos cálidos (eventos El Niño) en la primavera 2002-verano 2003, invierno-primavera 2006, invierno 2008 y otoño-invierno 2009; y 5 periodos fríos (eventos La Niña) a finales de invierno-primavera 2001 y verano 2002, otoño-invierno 2004, invierno-primavera 2005, otoño-primavera 2007 y primavera 2008-verano 2009 (Figura 15 y Tabla 6).

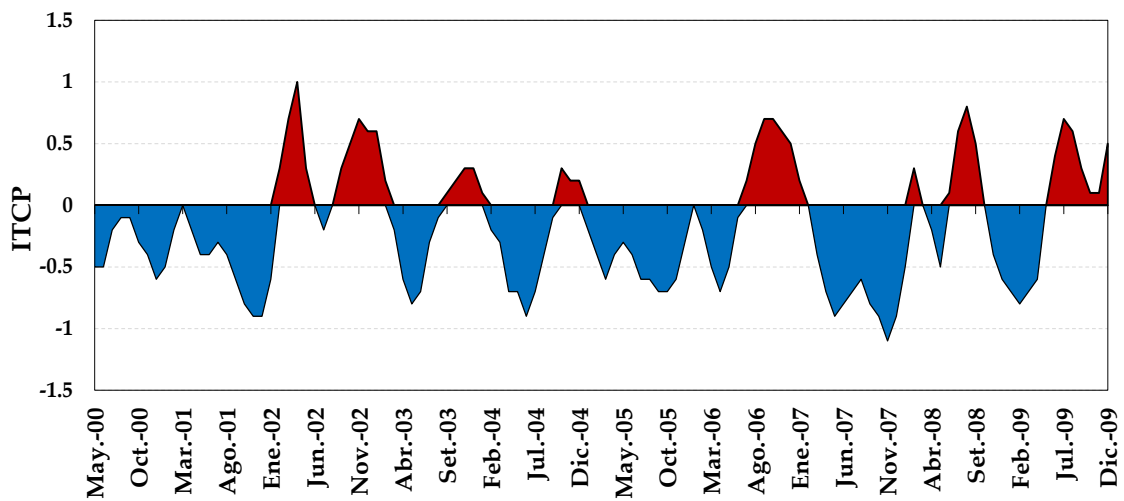


Figura 15. Serie temporal del ITCP (Índice Térmico Costero Peruano) para el período 2000-2009.

Tabla 6. Períodos identificados de acuerdo al ITCP.

Períodos cálidos	Períodos fríos
Oct-02 a Ene-03	Set-01 a Ene-02
Ago a Dic-06	Abr a Jul-04
Jul a Set-08	Set a Nov-05
Jun a Ago-09	Abr a Dic-07
	Dic-08 a Mar-09

En la figura 16 se muestra la distribución de biomazas promedio de los grupos funcionales del fitoplancton según eventos La Niña (LN) y El Niño (EN) para el 2000-2009, evidenciándose que el grupo funcional S fue más favorecido en eventos LN que en eventos EN; mientras que los grupos funcionales R y C, ligeramente favorecidos por eventos EN.

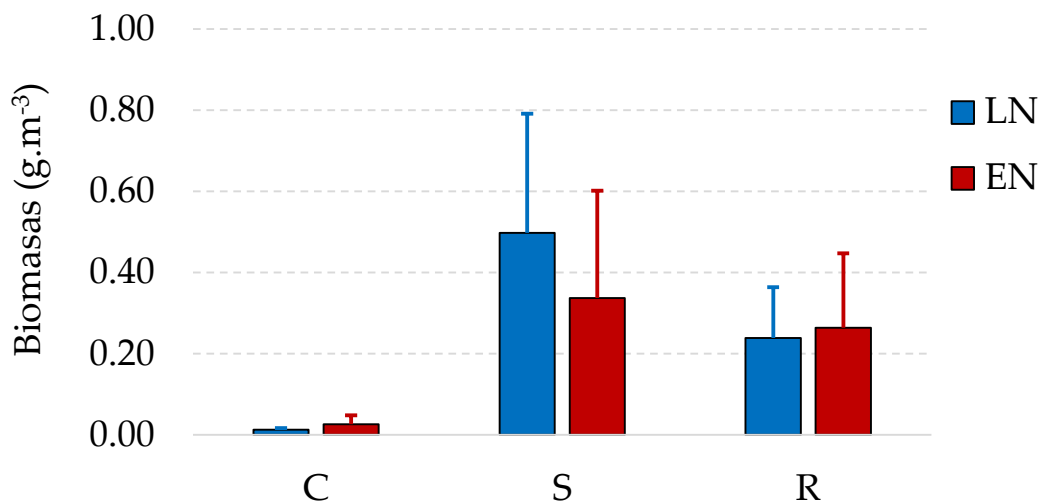


Figura 16. Distribución de biomazas promedio de los grupos funcionales del fitoplancton según eventos La Niña (LN) y El Niño (EN) para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

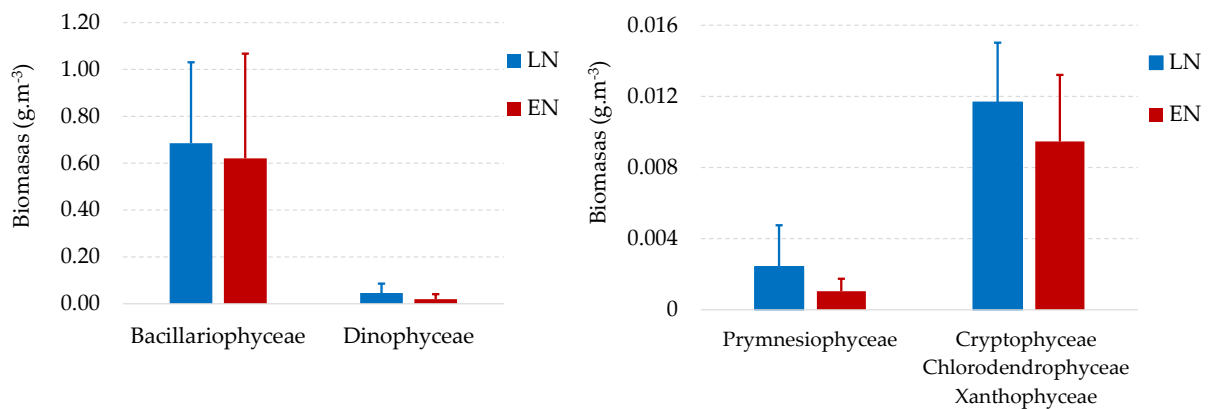


Figura 17. Distribución de biomasa promedio de las clases taxonómicas del fitoplancton según eventos La Niña (LN) y El Niño (EN) para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

4.3.2.4 Variación estacional de las variables ambientales

Para el presente período de estudio (2000-2009), los máximos valores de temperatura superficial del mar fueron registrados en verano; mientras que los de salinidad y oxígeno superficial del mar en invierno-primavera y primavera, respectivamente (Figura 18). Respecto a los nutrientes, tanto los fosfatos, silicatos, nitratos y nitritos mostraron una estacionalidad marcada con las máximas concentraciones en invierno, seguidamente en primavera y con las mínimas en verano. Los nitritos presentaron cierta diferencia en dicha estacionalidad con valores máximos para primavera (Figura 19).

Un patrón similar presentó la velocidad del viento, el índice de afloramiento y el índice de turbulencia, con los máximos valores en invierno-primavera, y los mínimos durante el verano.

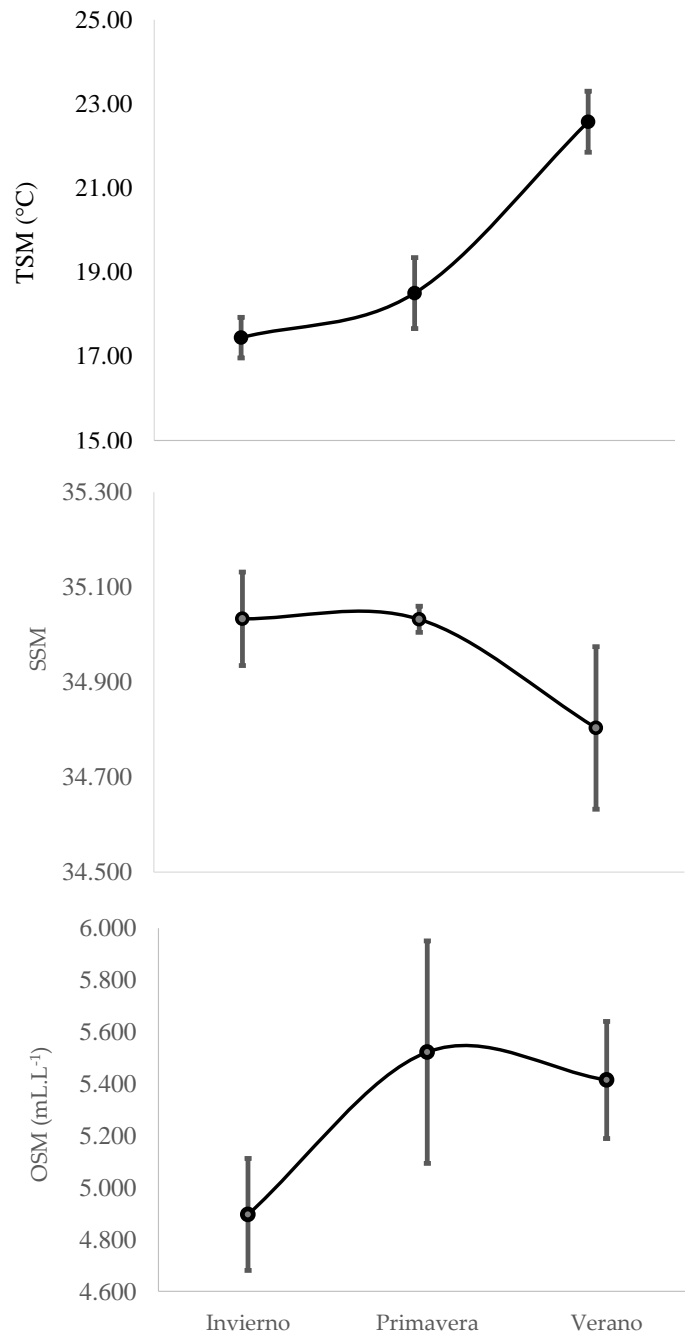


Figura 18. Variación estacional de variables ambientales: temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSM) y oxígeno superficial del mar (OSM) para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

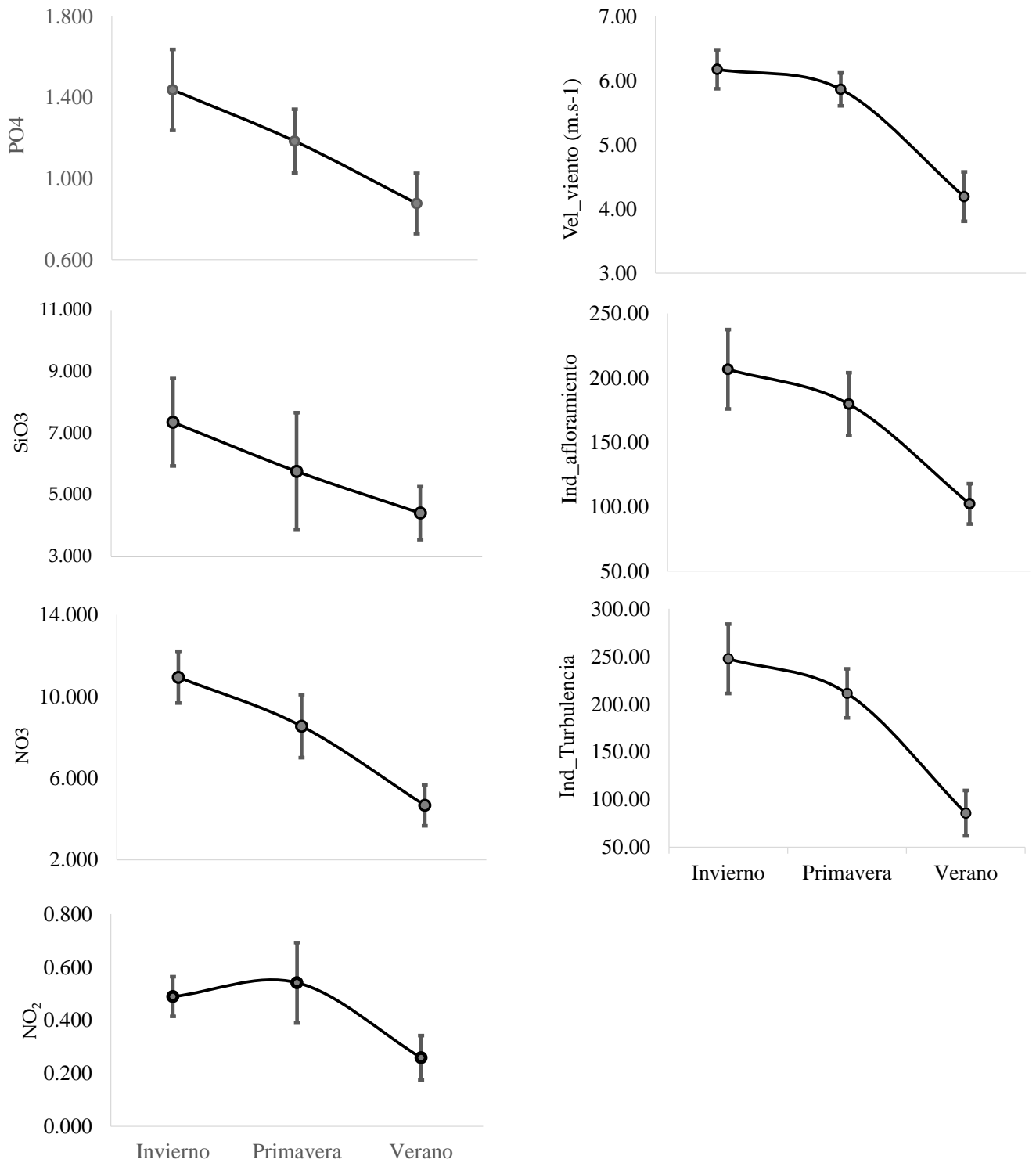


Figura 19. Variación estacional de variables ambientales (fosfatos, silicatos, nitratos, nitritos, velocidad de viento, índice de afloramiento e índice de turbulencia) para el período 2000-2009. Las barras corresponden al intervalo de confianza al 95 %.

4.4 Relaciones entre las variables ambientales y grupos funcionales

4.4.1 Modelos Aditivos Generalizados (GAM) multivariados de grupos funcionales y taxonómicos

Los resultados de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) muestran el efecto multivariado de las variables explicativas sobre las biomásas de los grupos funcionales C, S y R. Las relaciones entre las biomásas de grupos funcionales con las variables ambientales se observan en las figuras 20, 21 y 22, resaltándose con área sombreada los rangos óptimos de las variables ambientales para cada grupo. Dichos rangos óptimos representan el nicho ecológico o las preferencias de hábitat de los grupos referidos. En el caso de las biomásas del grupo funcional C, las concentraciones de nitritos (NO_2), silicatos (SiO_3) y fosfatos (PO_4) fueron las variables significativas ($p < 0.05$), explicando un 21.4 % de desvianza (medida de bondad de ajuste del modelo), con un GCV de 0.165 y un R^2 ajustado de 0.155. Se determinaron rangos óptimos de 0.016-1.062 $\mu\text{g-at/L}$ de NO_2 , de 1.875– 8.663 $\mu\text{g-at/L}$ de SiO_3 , y de 0.611– 1.719 $\mu\text{g-at/L}$ de PO_4 para las variables significativas (Figura 20). En el caso de las biomásas del grupo funcional S, las variables significativas fueron el índice de afloramiento (Ind_aflo) de 30.56 – 262.124 $\mu\text{g-at/L}$, los fosfatos (PO_4) de 0.647 – 1.951 $\mu\text{g-at/L}$ y la TSM (temperatura superficial del mar) de 16.21 – 22.52 $^\circ\text{C}$, explicando un 35 % de la desvianza, con un GCV de 0.862 y un R^2 ajustado de 0.29 (Figura 21)

Por último, las biomásas del grupo funcional R estuvieron explicadas de manera significativa por las siguientes variables ambientales con sus respectivos rangos óptimos, como la TSM de 15.988 – 22.096 $^\circ\text{C}$, SiO_3 de 1.652 – 10.854 $\mu\text{g-at/L}$

at/L y NO_3 de 3.388 – 12.74 $\mu\text{g-at/L}$, con un 28.2 % de desviación, 4.579 de GCV y un R^2 ajustado de 0.23 (Figura 22 y Tabla 7).

La Tabla 8 muestra las variables significativas para algunos grupos taxonómicos del fitoplancton. En el caso de las diatomeas (Clase Bacillariophyceae) las variables significativas ($p < 0.05$) fueron la TSM, los silicatos (SiO_3), fosfatos (PO_4), nitratos (NO_3) y velocidad del viento, con una desviación explicada de 33.6 %, un GCV de 3.639 y un R^2 ajustado de 0.28; mientras que para los dinoflagelados (Clase Dinophyceae), el Índice de afloramiento (Ind_aflo) y la salinidad superficial del mar (SSM), la desviación explicada fue de 41.1 %, un GCV de 1.117 y un R^2 ajustado de 0.36. Por último, para los cocolitofóridos, la concentración de nitratos, temperatura superficial del mar e índice de afloramiento fueron las variables significativas con un porcentaje de desviación explicada de 27.3 %, un GCV de 1.054 y un R^2 ajustado de 0.184. Se corrieron modelos aditivos generalizados (GAMs) para los grupos funcionales y clases taxonómicas con el fin de evaluar la hipótesis relacionada con los factores ambientales, resultando porcentajes de desviación explicada similares, y por ello, no apoyando la segunda hipótesis.

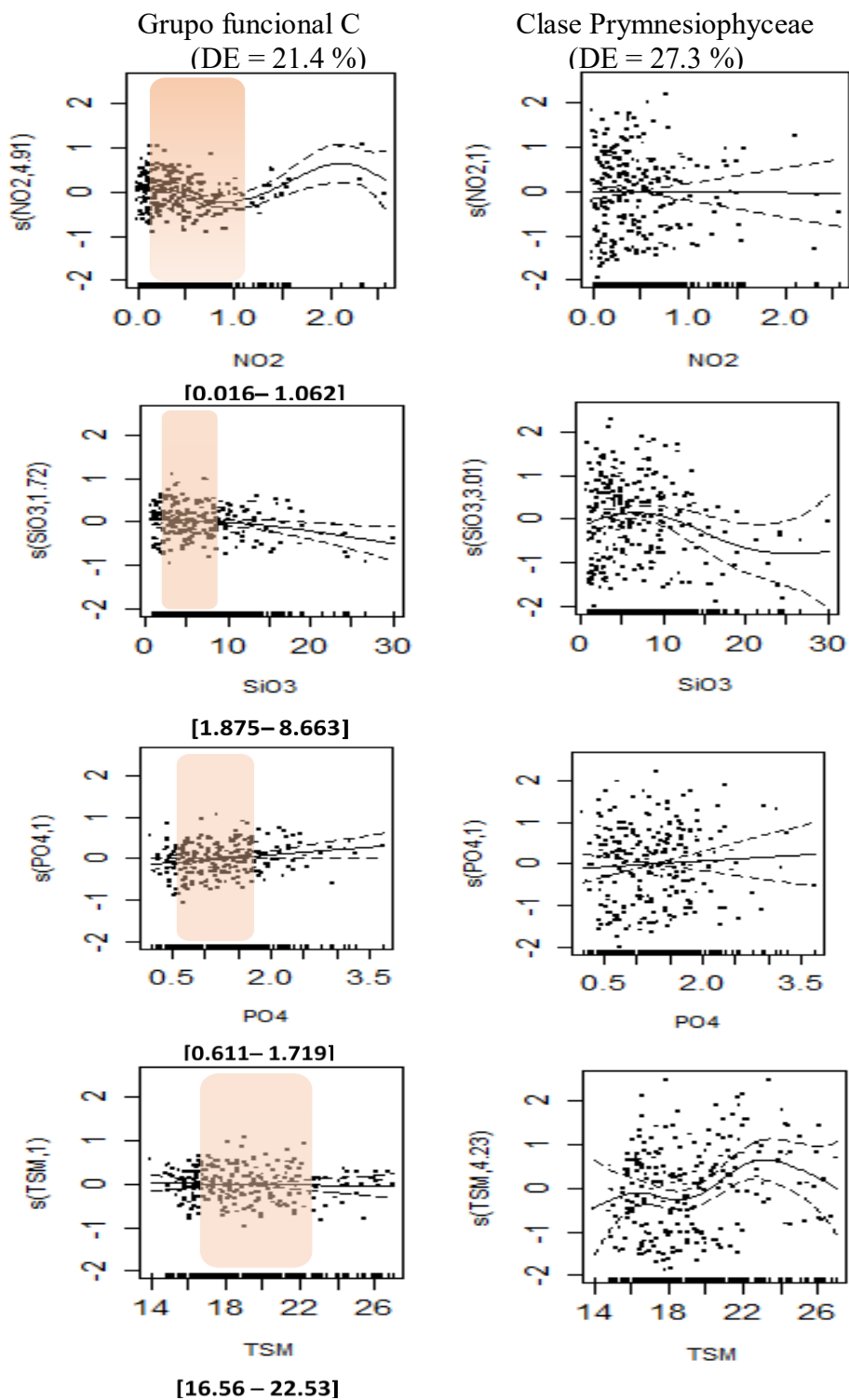


Figura 20. Modelos Aditivos Generalizados (GAM) de las biomazas en función a las variables predictoras para el Grupo Funcional C y para la Clase Prymnesiophyceae (cocolitofóridos). (DE = Desviación explicada). El área sombreada corresponde a la ventana óptima ambiental calculada según Alonso (2004).

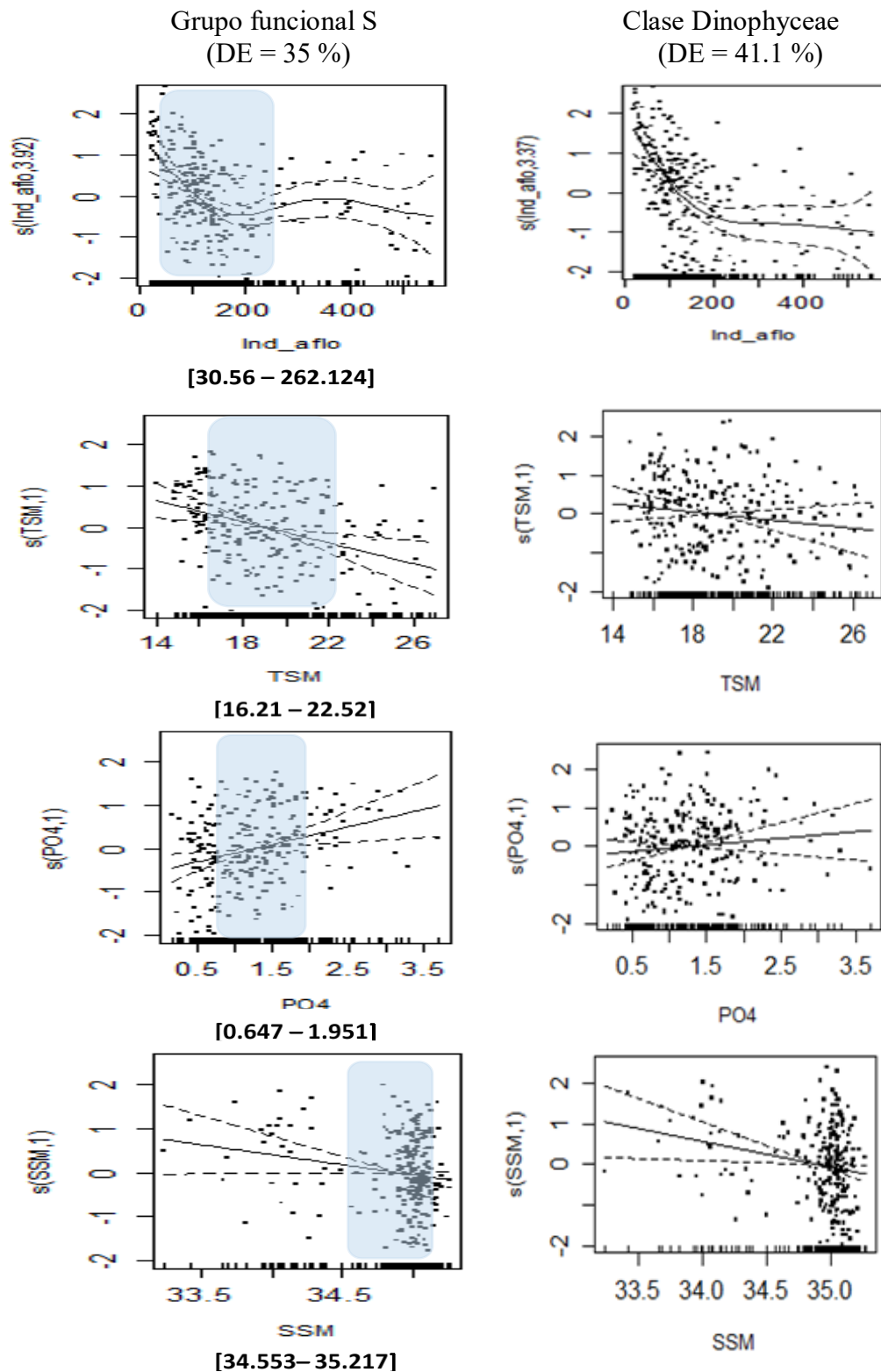


Figura 21. Modelos Aditivos Generalizados (GAM) de las biomazas en función a las variables predictoras para el Grupo Funcional S y para la Clase Dinophyceae (dinoflagelados). (DE = Desviación explicada). El área sombreada corresponde a la ventana óptima ambiental calculada según Alonso (2004).

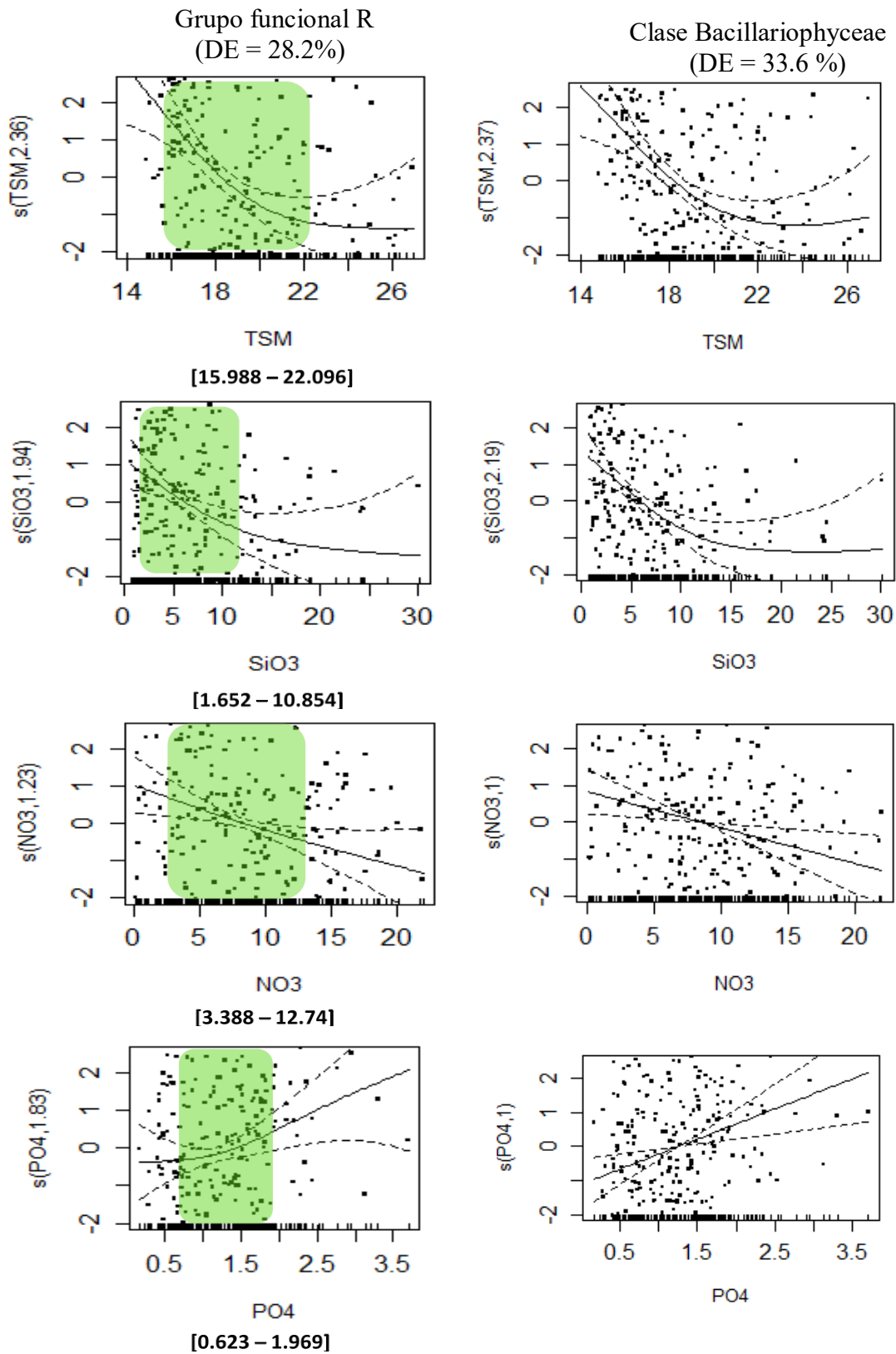


Figura 22. Modelos Aditivos Generalizados (GAM) de las biomazas en función a las variables predictoras para el Grupo Funcional R y para la Clase Bacillariophyceae (diatomeas). (DE = Desviación explicada). El área sombreada corresponde a la ventana óptima ambiental calculada según Alonso (2004).

Tabla 7. Desvianza explicada (Dev), puntaje de validación cruzada generalizada minimizada (GCV), coeficiente de determinación (R²) y valor p (p-value) de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) multivariados de las biomásas en función a las variables predictoras para los grupos funcionales C, S y R.

		% Dev	GCV	R ² (adj)	p-value
Grupo Funcional C	~s (TSM)	21.4	0.165	0.155	0.743852
	~s (SSM)				0.80766
	~s (OSM)				0.506959
	~s (PO ₄)				0.050053
	~s (SiO ₃)				0.05038
	~s (NO ₃)				0.194679
	~s (NO ₂)				0.000424***
	~s (Vel_viento)				0.609083
	~s (Ind_aflo)				0.117317
	~s (Ind_Turb)				0.717653
	Grupo Funcional S				~s (TSM)
~s (SSM)		0.05604			
~s (OSM)		0.38836			
~s (PO ₄)		0.00557**			
~s (SiO ₃)		0.0131*			
~s (NO ₃)		0.20086			
~s (NO ₂)		0.40709			
~s (Vel_viento)		0.30548			
~s (Ind_aflo)		0.0008***			
~s (Ind_Turb)		0.61608			
Grupo Funcional R		~s (TSM)	28.2	4.579	0.23
	~s (SSM)	0.11756			
	~s (OSM)	0.26418			
	~s (PO ₄)	0.07528			
	~s (SiO ₃)	0.01109*			
	~s (NO ₃)	0.01456*			
	~s (NO ₂)	0.91576			
	~s (Vel_viento)	0.29604			
	~s (Ind_aflo)	0.53994			
	~s (Ind_Turb)	0.55392			

Tabla 8. Desviación explicada (Dev), puntaje de validación cruzada generalizada minimizada (GCV), coeficiente de determinación (R²) y valor p (p-value) de los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) multivariados de las biomásas en función a las variables predictoras para los grupos taxonómicos.

		% Dev	GCV	R ² (adj)	p-value
Diatomeas (Clase Bacillariophyceae)	~s (TSM)	33.6	3.6387	0.278	0.000219***
	~s (SSM)				0.122724
	~s (OSM)				0.138849
	~s (PO ₄)				0.002995**
	~s (SiO ₃)				0.000326***
	~s (NO ₃)				0.006142**
	~s (NO ₂)				0.755449
	~s (Vel_viento)				0.024421*
	~s (Ind_aflo)				0.199295
	~s (Ind_Turb)				0.076724.
	Dinoflagelados (Clase Dinophyceae)				~s (TSM)
~s (SSM)		0.0173*			
~s (OSM)		0.3307			
~s (PO ₄)		0.2972			
~s (SiO ₃)		0.1685			
~s (NO ₃)		0.371			
~s (NO ₂)		0.6637			
~s (Vel_viento)		0.8568			
~s (Ind_aflo)		0.000000946***			
~s (Ind_Turb)		0.8504			
Cocolitofóridos (Clase Prymnesiophyceae)		~s (TSM)	27.3	1.0537	0.184
	~s (SSM)	0.4195			
	~s (OSM)	0.1799			
	~s (PO ₄)	0.5599			
	~s (SiO ₃)	0.0609			
	~s (NO ₃)	0.0032**			
	~s (NO ₂)	0.9298			
	~s (Vel_viento)	0.0834			
	~s (Ind_aflo)	0.0262*			
	~s (Ind_Turb)	0.1638			

4.4.2 Relaciones multivariadas entre las variables ambientales y los grupos funcionales

Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónico (ACC) entre las variables ambientales (10) y las principales especies (46) de los grupos funcionales (C, S y R) (Figura 23). Las principales especies fueron seleccionadas por juicio experto, incluyendo especies representativas de afloramiento, de condiciones cálidas, especies formadoras de FAN, entre otros.

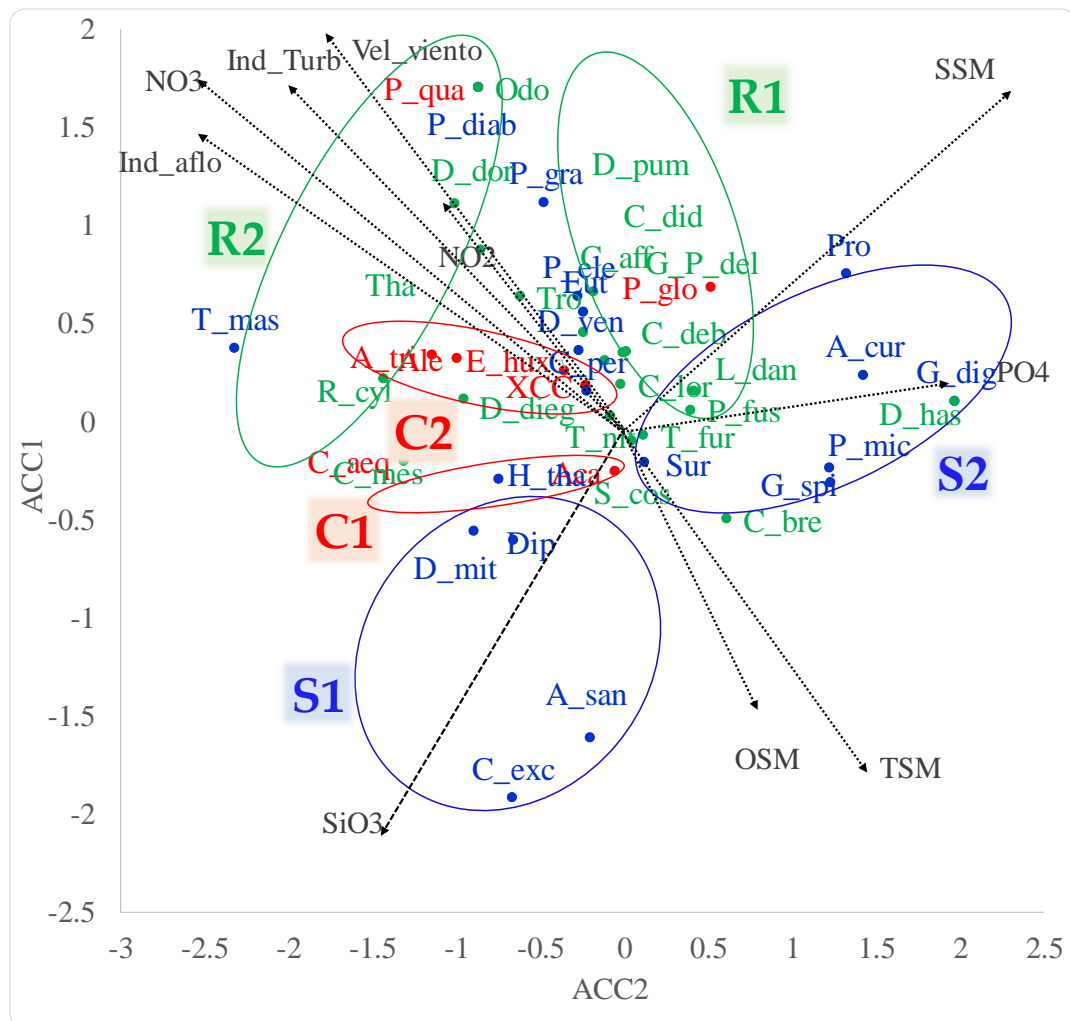


Figura 23. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) de 46 especies del fitoplancton de los grupos funcionales C, S y R en relación a las variables ambientales (flechas negras): TSM (temperatura superficial del mar), SSM (salinidad superficial del mar), OSM (oxígeno superficial del mar), NO₃ (nitratos), SiO₃ (silicatos), PO₄ (fosfatos), NO₂ (nitritos), Ind_aflo (índice de afloramiento), Ind_Turb (índice de Turbulencia), Vel_viento (velocidad del viento).

En el ACC, el eje de correspondencia canónico 1 explicó el 43 % de la varianza y el eje de correspondencia canónico 2 explicó el 15 % de la varianza.

El ACC identificó los tres grupos funcionales de fitoplancton, pero además permitió identificar subgrupos dentro de cada grupo funcional (Tabla 9), obteniéndose en total 6 subgrupos funcionales. El subgrupo C1 incluyó a *Chaetoceros aequatorialis* y *Acanthoica* sp.; y estuvo asociado a silicatos, mientras que el subgrupo C2, que incluyó a *Emiliana huxleyi*, *Amylax triacantha* y especies de las clases taxonómicas como Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae, Xantophyceae se asociaron a condiciones de afloramiento y baja salinidad. El subgrupo funcional S1, incluyó a *Akashiwo sanguinea*, *Helicotheca tamesis* y *Diplopelta* sp. estuvo asociado con altas temperaturas, concentraciones de silicatos y baja salinidad. A su vez, el subgrupo funcional S2, incluyó a *Gonyaulax spinifera*, *G. digitale*, *Prorocentrum micans*, *Pronoctiluca* sp. y *Surirella* sp. estuvo asociado principalmente a fosfatos, temperaturas más frías. y concentraciones intermedias de oxígeno. El subgrupo funcional R1, incluyó a *Detonula pumila*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* *Leptocylindrus danicus*, *Tripos furca*, *Chaetoceros affinis*, *Ch. didymus*, *Ch. lorenzianus*, *Ch. debilis*, estuvo asociado a condiciones de afloramiento, turbulencia, concentraciones de fosfatos y salinidad. Por último, el subgrupo R2, incluyó a *Thalassiothrix* sp., *Rhizosolenia cylindrus*, *Ch. messanensis*, *Odontella* sp., *Phalacroma doryphorum*, *D. cf. diegensis*; y se asoció a la velocidad del viento, turbulencia, concentraciones de nitritos y nitratos, bajas temperaturas y alto afloramiento.

Cabe señalar que el grupo funcional C ocupa una posición de transición entre los grupos funcionales R y S con valores intermedios de las variables ambientales, lo cual también se evidenció en el diagrama de Reynolds donde el grupo funcional

C se encuentra entre los otros dos grupos funcionales, por lo que es más difícil la caracterización funcional de este grupo.

Para confirmar las relaciones, se realizó un ADL usando las mismas 46 especies de fitoplancton y las 10 variables ambientales (Figura 24). En el ADL, el eje discriminante 1 explicó el 80 % de la varianza y el eje discriminante 2 explicó el 20 % de la varianza.

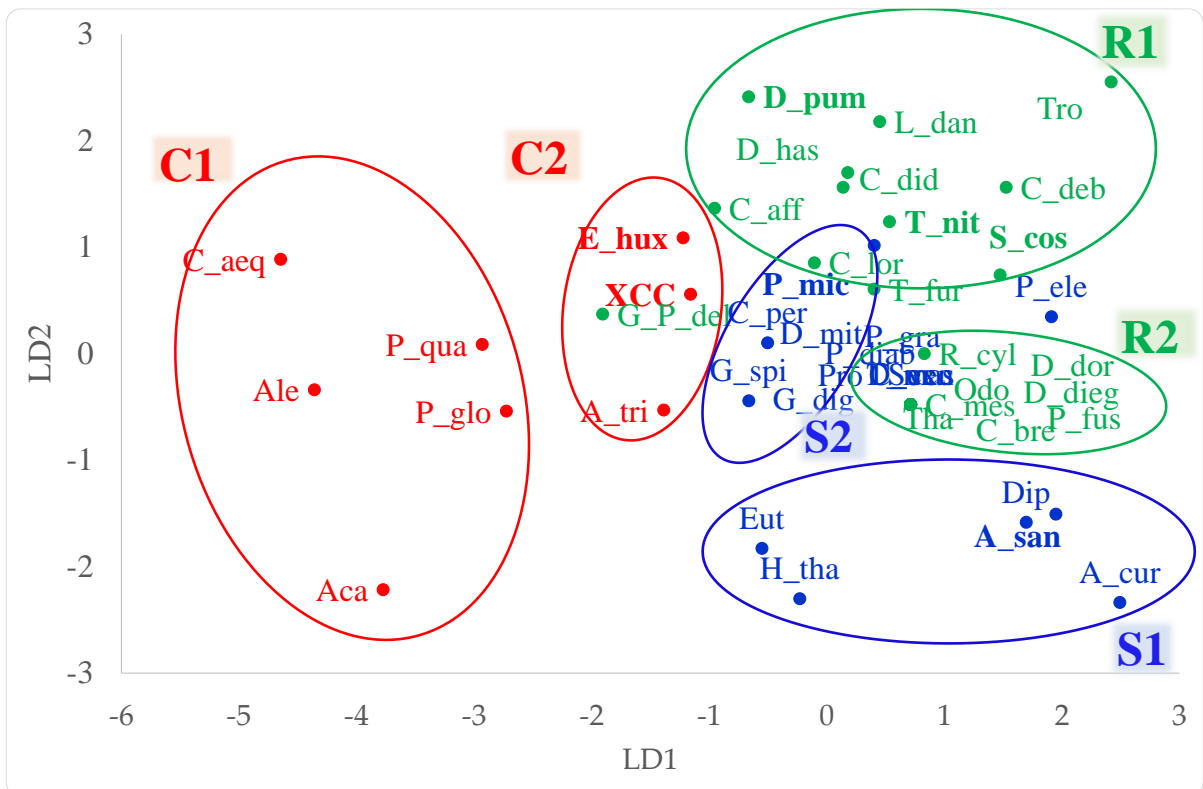


Figura 24. Análisis Discriminante Lineal (ADL) de 46 especies del fitoplancton de los grupos funcionales C, S y R en relación a las variables ambientales.

Del ADL se pudieron establecer coincidencias con el ACC en cuanto a la asociación de las variables ambientales con los subgrupos funcionales determinados. Así se asociaron también los silicatos al subgrupo funcional C1; condiciones de afloramiento y baja salinidad fueron asociadas al subgrupo

funcional C2. En cuanto al subgrupo funcional S1, se determinó también asociación con altas temperaturas. Al subgrupo funcional S2 se le asoció la concentración de fosfatos. Finalmente, el subgrupo funcional R1 estuvo relacionado a condiciones de afloramiento, turbulencia y concentraciones de fosfatos; mientras que el subgrupo funcional R2 se asoció a bajas temperaturas y altas concentraciones de nitratos.

Además, tanto el ACC y el ADL coincidieron en incluir algunas especies en los mismos subgrupos funcionales (Tabla 9).

Tabla 9. Especies coincidentes del Análisis de Correspondencias Canónico (ACC) y del Análisis Discriminante Lineal (ADL).

C		S		R	
C1	C2	S1	S2	R1	R2
<i>Chaetoceros aequatorialis</i>	<i>Amylax triacantha</i>	<i>Akashiwo sanguinea</i>	<i>Gonyaulax spinifera</i>	<i>Detonula pumila</i>	<i>Odontella</i> sp.
<i>Acanthoica</i> sp.	<i>Emiliana huxleyi</i>	<i>Helicotheca tamesis</i>	<i>Gonyaulax digitale</i>	<i>Leptocylindrus danicus</i>	<i>Thalassiothrix</i> sp.
	Clases Crypto-, Chlorodendro-, Xanto-phyceae	<i>Diplopelta</i> sp.	<i>Pronoctiluca</i> sp.	<i>Tropidoneis</i> sp.	<i>Rhizosolenia cylindrus</i>
			<i>Prorocentrum micans</i>	<i>Tripos furca</i>	<i>Dinophysis caudata</i>
			<i>Surirella</i> sp.	<i>Chaetoceros affinis</i>	<i>Phalacroma doryphorum</i>
				<i>Chaetoceros didymus</i>	<i>Chaetoceros messanensis</i>
				<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	
				<i>Thalassionema nitzschioides</i>	
				<i>Chaetoceros debilis</i>	
				<i>Skeletonema costatum</i>	

V. DISCUSIÓN

5.1. Grupos funcionales de fitoplancton en el mar peruano

En el presente estudio se realizó un cambio del límite entre el grupo funcional R y S, basado en la clasificación ecológica, esto contribuyó a obtener una mayor proporción de especies dentro del grupo funcional S, posiblemente porque en el NECH las aguas ricas en nutrientes del afloramiento requieren especies con mayor cociente S/V para ser consideradas dentro del grupo funcional R.

Son pocos los antecedentes que clasifiquen a los cocolitofóridos dentro de un grupo funcional determinado, sin embargo, Young (1994) consideró a *Emiliana huxleyi* como una especie “r-seleccionada” por su naturaleza oportunista y alta abundancia encontrada en un área eutrófica, características que clasificarían a *E. huxleyi* dentro del grupo funcional C. En el presente estudio, los cocolitofóridos se encontraron en los tres grupos funcionales (por ejemplo, *Helicosphaera carteri* en el grupo funcional S y *Calciosolenia murrayi* en el grupo funcional R), pero la mayoría en el grupo funcional C, generalmente entre 40 μ m y 100 μ m. Si bien es cierto hay una mayor biodiversidad de cocolitofóridos en aguas oligotróficas y oceánicas, la abundancia y el grado de calcificación de especies como *E. huxleyi* cerca a costa son significativas. El alto cociente S/V de los cocolitofóridos les capacita para asimilar rápidamente los nutrientes, pudiendo proliferar en ambientes mesotróficos. Así también, Alvites (2016) encontró que el grado de calcificación disminuye en un gradiente costa-océano en sistemas de afloramiento como el situado frente a Callao, donde la presencia de cocósferas con mayor calcificación se da en la costa, disminuyendo hacia la zona oceánica. La preferencia de los

cocolitofóridos (grupo funcional C) por aguas estratificadas con alta concentración de nutrientes, observada por Balch (2018); Godrijan *et al.* (2018) los harían buenos indicadores de dichas condiciones, siendo *Gephyrocapsa* spp. al igual que *E. huxleyi* buenos proxies de productividad costera y disponibilidad de nutrientes.

Respecto a *A. sanguinea* (grupo funcional S), ciertos rasgos ecofisiológicos del dinoflagelado lo caracterizan como una especie euriterma y eurihalina (Shikata *et al.* 2008) que le confieren un alto grado de ventaja competitiva en los ecosistemas marinos (Badylak *et al.*, 2014), siendo capaz también de producir mucus extracelular, lo que según Smayda (2002), altera la estructura física y química de la columna de agua, reduciendo la turbulencia en ésta. Dicho mucus le daría ventajas en la disponibilidad de nutrientes, en la competencia con otras especies del fitoplancton y en la reducción de pérdidas por pastoreo (Reynolds, 2006).

5.3. Comparación de los grupos funcionales determinados en el presente estudio con lo obtenido en otros hábitats del Sistema de la Corriente de Humboldt.

Los grupos funcionales R y S dominaron en el NECH debido a la poca frecuencia de hábitats estables pero eutróficos, donde prevalece el grupo C. La alta representación de dichos grupos probablemente obedezca a una alta tasa de eficiencia de asimilación de nutrientes de las especies de estos grupos durante el verano. En el grupo funcional C, además de las especies de las clases taxonómicas como Cryptophyceae, Chlorodendrophyceae, Xantophyceae, fueron los cocolitofóridos (Clase Prymnesiophyceae) como *E. huxleyi*, los que caracterizaron dicho grupo; además de 3 especies de dinoflagelados (Clase Dinophyta), siendo dos de ellos, *Alexandrium monilatum* y *Prorocentrum cordatum*, especies formadoras de FAN, coincidiendo parcialmente con la literatura clásica que suele asociar al

grupo C con todas las especies productoras de FAN (Smayda, 2003). En el presente estudio se presentaron 33 especies de dinoflagelados formadoras de FAN (según Moestrup *et al.*, 2009 y Sánchez *et al.*, 2017) en los tres grupos funcionales (2 especies en el grupo C, 13 especies en el grupo S y 18 especies en el grupo R). Esto se debe a que los dinoflagelados (principal grupo formador de FAN) son un grupo funcionalmente heterogéneo, que puede tener modos de nutrición autotrófica, mixotrófica y heterotrófica, y presenta amplio rango de formas y tamaños (Assmy y Smetacek, 2009; Mitra, 2017). Además, presentan ventajas competitivas como la habilidad para cambiar modos nutricionales y migrar verticalmente entre la superficie y la nutriclina, por ejemplo, durante la estación de verano, que es pobre en nutrientes.

Además de las características morfológicas distintivas de cada grupo funcional, hay rasgos fisiológicos como la migración vertical y la mixotrofia en el grupo funcional S (*Akashiwo sanguinea*, dinoflagelado atecado) y en el grupo funcional C (*Prorocentrum cordatum*, dinoflagelado tecado y nanoflagelados) (Bravo-Sierra *et al.*, 2004; Bernales *et al.*, 2011; Stoecker *et al.*, 1997).

Existen pocos estudios sobre grupos funcionales del fitoplancton en Latinoamérica, como los de Alves *et al.* (2008) y Náquira (2011) (Tabla 10).

NÁQUIRA (2011) clasificó 175 especies de fitoplancton de las bahías de Sechura, Samanco y Lagunillas según los grupos funcionales de Reynolds, y de manera similar al presente estudio, predominó el grupo funcional R (65 %), en su mayoría diatomeas. En el grupo funcional C (15 %) encontró una especie en común con el presente estudio, el dinoflagelado *P. cordatum*.

Tabla 10. Composición porcentual de grupos funcionales (CSR) en riqueza de especies en diferentes hábitats.

Hábitat	R %	C %	S %
Fitoplancton de plataforma (NECH) (presente estudio)	48	7	45
Fitoplancton de fiordos chilenos (ALVES <i>et al.</i> 2008)	81	8	11
Fitoplancton de bahías (NÁQUIRA 2011)	65	15	20
Fitoplancton de lago (adaptado de RUIZ <i>et al.</i> 2015)	52	23	11

En el grupo funcional S (20%) encontró especies comunes en diatomeas centrales como *Thalassiosira* sp., dinoflagelados como *Prorocentrum micans*, *P. pellucidum*, y silicoflagelados como *Dictyocha fibula* y *Octactis octonaria*. Por otro lado, hubo ciertas diferencias en la consideración de diatomeas como *Ditylum brightwellii* y *Pleurosigma* sp. en el grupo funcional S (las cuales fueron clasificadas en el grupo funcional R en el presente estudio); y en las clasificaciones de la euglenofita *Eutreptiella* sp. con el dinoflagelado *P. gracile* dentro del grupo funcional C (que fueron considerados como grupo funcional S y R, respectivamente en el presente estudio). Tales diferencias podrían atribuirse a la naturaleza distinta de los hábitats evaluados que conllevó a la consideración de distintos límites en los rangos de S/V y del producto S/V. MDL para la discriminación de los grupos funcionales, así como a variaciones estacionales e interanuales del biovolumen y fisiología de estas especies, y a factores limitantes de su desarrollo a micro- y mesoescala, que propiciaría cierta plasticidad de las especies ante condiciones adversas o preferencia exclusiva de ciertos hábitats (Yu *et al.*, 2012, Sevindik *et al.*, 2017). Por tal motivo, dado que la disponibilidad de nutrientes, luz, profundidad

de capa de mezcla y estacionalidad modulan la estructura y composición fitoplanctónica, sería necesario ampliar los estudios sobre la variación espacio-temporal de los grupos funcionales del fitoplancton, a la franja costera, columna de agua y a todas las estaciones del año, evitando que muestras de alguna estación estén subrepresentadas.

Alves *et al.* (2008) clasificó 36 especies de fitoplancton de fiordos chilenos según los grupos funcionales de Reynolds (1988), determinando también la predominancia del grupo funcional R (29 especies, 81 %), sobre los grupos funcionales S (4 especies, 11 %) y C (3 especies, 8 %). Sin embargo, cabe señalar que Alves *et al.* (2008) seleccionaron 36 especies de un total de 131. En el NECH ocurre una codominancia entre el grupo funcional R (140 especies, 48 %) y el grupo funcional S (133 especies, 45 %), seguidas del grupo funcional C (19 especies, 7%) (Tabla 10). Si bien es cierto, que en ambos ecosistemas se da predominancia de las diatomeas en el grupo funcional R y de los dinoflagelados en el S, no sería comparable la proporción de dichos grupos en ambos ecosistemas, puesto que en los fiordos Alves *et al.* (2008) solamente eligieron 36 especies por su frecuencia y abundancia, mientras que en el NECH se trabajó con el total de especies determinadas (292).

También se encontraron especies abundantes comunes pertenecientes al mismo grupo funcional en el NECH y en los fiordos chilenos (Tabla 11).

Tabla 11. Especies de grupos funcionales (C, S, R) comunes a diferentes hábitats.

Grupo funcional	Especies comunes a NECH y a los fiordos chilenos	Especies comunes a plataforma y bahías (NECH)
C	Nanoflagelados	<i>P. cordatum</i> (dinoflagelado tecado)
S	<i>D.acuta</i> (dinoflagelado tecado) <i>Coscinodiscus</i> spp. (diatomea individual)	<i>Thalassiosira</i> spp. (diatomea en cadena) <i>P. micans</i> (dinoflagelado tecado) <i>P. pellucidum</i> (dinoflagelado tecado) <i>D. fibula</i> (silicoflagelado) <i>O. octonaria</i> (silicoflagelado)
R	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="flex: 1;"> <p><i>A. glacialis</i></p> <p><i>Ch. debilis</i></p> <p><i>Ch. didymus</i></p> <p><i>Ch. convolutus</i></p> <p><i>Ch. lorenzianus</i></p> <p><i>Ch. radicans</i></p> <p><i>Ch. socialis</i></p> <p><i>D. pumila</i></p> <p><i>L. danicus</i></p> <p><i>G. P. delicatissima</i></p> <p><i>S. costatum</i></p> <p><i>T. nitzschioides</i></p> <p><i>Cylindrotheca closterium</i></p> <p><i>Rhizosolenia</i></p> </div> <div style="flex: 0.2; text-align: center; font-size: 2em;">}</div> <div style="flex: 0.5; text-align: center;"> <p>diatomeas en cadena</p> </div> <div style="flex: 0.2; text-align: center; font-size: 2em;">}</div> <div style="flex: 0.5; text-align: center;"> <p>diatomeas solitarias</p> </div> </div>	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="flex: 1;"> <p><i>P. pungens</i></p> <p><i>A. glacialis</i></p> <p><i>Ch. didymus</i></p> <p><i>Ch. socialis</i></p> <p><i>D. pumila</i></p> <p><i>L. danicus</i></p> <p><i>G. P. delicatissima</i></p> <p><i>Ch. lorenzianus</i></p> <p><i>Th. mendiolana</i></p> <p><i>Ch. affinis</i></p> <p><i>Ch. debilis</i></p> <p><i>Ch. compressus</i></p> <p><i>S. costatum</i></p> <p><i>T. nitzschioides</i></p> <p><i>E. alata v. alata</i></p> <p><i>N. longissima</i></p> <p><i>T. furca</i> (dinoflagelado tecado)</p> </div> <div style="flex: 0.2; text-align: center; font-size: 2em;">}</div> <div style="flex: 0.5; text-align: center;"> <p>diatomeas en cadena</p> </div> <div style="flex: 0.2; text-align: center; font-size: 2em;">}</div> <div style="flex: 0.5; text-align: center;"> <p>diatomeas solitarias</p> </div> </div>

En el grupo funcional R las especies comunes fueron diatomeas dispuestas en cadena del género *Chaetoceros* spp. (*Ch. debilis*, *Ch. lorenzianus*, *Ch. didymus*, *Ch. socialis*, *Ch. radicans*), *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, con algunas pennates como Grupo *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Cylindrotheca closterium* y *Thalassionema nitzschioides*; además de dinoflagelados cosmopolitas como *Tripes pentagonus*, *T. fusus*; en el grupo funcional S se presentaron 7 especies comunes de *Coscinodiscus* spp. (*C. perforatus*, *C. radiatus*, *C. eccentricus*, *C. granii* y *C. wailesii*) y una especie común, *Dinophysis acuta*; y en el grupo funcional C, los nanoflagelados fueron comunes a ambos ecosistemas.

Por otro lado, otras especies fueron clasificadas en diferentes grupos funcionales en ambos hábitats. En los fiordos chilenos, *D. acuminata* fue clasificada en el grupo funcional S, mientras que, en el NECH, *D. acuminata* y *D. caudata* pertenecieron al grupo funcional R; y finalmente, *Phalacroma mitra* y *P. rotundatum* fueron clasificados en el grupo funcional S. En el grupo C se presentó el género común *Alexandrium* sp., que es un organismo pequeño formador de FAN, sin embargo, a nivel de especies se ha registrado *A. monilatum* en el NECH y *A. catenella* en los fiordos chilenos.

5.4. Determinación de patrones espacio-temporales de grupos funcionales del fitoplancton

Lips y Lips (2010) indican que la dinámica espacio-temporal de los grupos funcionales del fitoplancton suele estar influenciada principalmente por factores fisicoquímicos como disponibilidad de nutrientes, luz, temperatura, estabilidad de la columna de agua, profundidad de la capa de mezcla, intensidad de los vientos alisios, dependientes en su mayoría, de la intensidad de eventos EN; y por factores biológicos como la ocurrencia de floraciones algales (control bottom-up), predación por pastoreo del zooplancton y/o lisis viral (control top-down). En tal sentido, las fluctuaciones estacionales y espaciales de las biomásas del fitoplancton podrían explicarse por patrones favorables de upwelling/downwelling (activación o relajación del afloramiento) que impactarían en las proporciones de los nutrientes; así como por la habilidad del fitoplancton para metabolizar rápidamente los nutrientes.

5.4.1 Variación latitudinal de los grupos funcionales del fitoplancton

Las mayores biomásas de los grupos funcionales R y S en el área central del NECH (Norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt), en los 9° y 12° LS, respectivamente, se debieron a la predominancia de especies neríticas, propias de condiciones de afloramiento, frente a Chimbote; mientras que frente a Callao, a especies de fases intermedias, conocidas por tener cubiertas celulares más delgadas (frústulos más delgados) y requerimientos más bajos de silicatos que las especies de menor tamaño (Schapira *et al.*, 2008), así como a la ocurrencia de floraciones algales de diatomeas y dinoflagelados.

Se habría esperado mayores biomásas del grupo funcional R en ambos perfiles, como lo sucedido frente a Pisco, dadas las condiciones continuas de afloramiento y productividad, sin embargo, frente a Chimbote, la diferencia entre las biomásas de los grupos funcionales R y S no fue tan marcada como en Callao. Justamente, para el presente periodo de estudio, fue el grupo funcional R conformado por especies de tamaño intermedio (por disposición en cadenas), alto radio superficie/volumen (S/V) y rápida reproducción, las que predominaron frente a Chimbote, asociadas en menor proporción con las especies del grupo funcional S, las cuales debido a su mayor tamaño registraron una biomasa ligeramente mayor. Por el contrario, la mayor biomasa del grupo funcional S frente a Callao, sería un indicador de condiciones de alta estratificación, iluminación alta y oligotrofia, coincidiendo en este caso, la estratificación e iluminación alta como condiciones favorables para las proliferaciones algales. Dicha situación coincidiría con la registrada frente a Callao, en 1986, año que pese a haber sido considerado normal según ERFEN 1987, se dio acercamiento de ASS hacia la costa con la presencia de

diatomeas oceánicas y ocurrencia de floraciones algales de *A. sanguinea* (Ochoa y Gómez, 1988).

Las mayores biomásas del grupo funcional C, principalmente conformado por fitoflagelados y cocolitofóridos, frente a Paita y Punta Falsa, darían indicios de condiciones de estratificación media e iluminación alta, lo que coincidió con lo encontrado por Sánchez *et al.* (2000), frente a Punta Falsa en la primavera de 1999. El pequeño tamaño, y por ello, alto radio S/V que presenta el grupo funcional C, también es una ventaja competitiva bajo condiciones oligotróficas, y las biomásas presentadas en este estudio, coinciden principalmente con las biomásas de nanoflagelados y cocolitofóridos.

5.4.2 Variación longitudinal de los grupos funcionales del fitoplancton

La distribución longitudinal de las mayores biomásas promedio para los grupos funcionales S y R en la costa central y en las áreas cercanas a costa, hasta las 20 y 30 mn, coincide con las concentraciones de clorofila superficial in situ, con los datos satelitales de SeaWiFS y con los datos del modelo RPSoda que marcaron un notable contraste entre la región costera y la oceánica, con los mayores valores de clorofila en la primera, principalmente, entre los 8° y 12° S (Espinoza-Morriberón *et al.*, 2017).

5.4.3 Variación estacional de las biomásas de los grupos funcionales del fitoplancton

Durante la primavera y el verano, la capa de mezcla es más superficial, el incremento de nutrientes en la zona eufótica y las mejores condiciones de luz permitirían la formación de altas concentraciones de fitoplancton cerca a la costa, arriba de los 20 a 40 m de profundidad (Ochoa y Gómez, 1988). Sin embargo, en el presente trabajo, solo los grupos funcionales R y S presentaron las mayores biomásas en el verano, presentando el grupo funcional C, su mayor biomasa en la primavera. Además, la habilidad para cambiar modos nutricionales y migrar verticalmente entre la superficie y la nutriclina constituye una ventaja competitiva del grupo funcional S durante la estación de verano, que es pobre en nutrientes.

Las menores biomásas del grupo funcional R durante el invierno y primavera podrían atribuirse a intromisión de ATSA (Aguas Templadas de la Subantártica) y ASS (Aguas Subtropicales Superficiales), por ejemplo, durante los últimos meses del 2001, que originó amplias zonas de mezcla con aguas costeras frías (Castillo *et al.*, 2006). Además, según Guillén *et al.* (1981) en el invierno el fitoplancton es pobre y uniformemente distribuido en la columna de agua debido a la mezcla por turbulencia vertical y a la luz reducida.

5.4.4 Variación interanual de las biomásas de los grupos funcionales

Dadas las características ecológicas, morfológicas y fisiológicas de los grupos funcionales del fitoplancton, se esperaría que eventos EN favorecieran las mayores biomásas de los grupos funcionales S y C. Al respecto, principalmente, *A. sanguinea*, formadora de floraciones algales, especie del grupo funcional S, fue favorecida por EN, además de las biomásas del grupo funcional C, que aunque

menores que los otros grupos, fueron también ligeramente favorecidas por estos eventos cálidos. Esto coincidió con lo señalado en Espinoza-Morriberón *et al.*, 2017, quien al evaluar el impacto de los eventos El Niño en la productividad del Norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt (NECH) para el período 1958-2008, mediante un modelo regional físico y biogeoquímico acoplado, encontró que la nutriclina más profunda y vientos más fuertes, propios de estos eventos, conducen a la reducción de la productividad debido al agotamiento de nutrientes en las aguas afloradas y al aumento o engrosamiento de la capa de mezcla. A su vez, *A. sanguinea* es capaz de producir mucus extracelular como, lo que según Smayda, 2002, altera la estructura física y química de la columna de agua, reduciendo la turbulencia en ésta. Dicho mucus le daría ventajas en la disponibilidad de nutrientes, en la competencia con otras especies del fitoplancton y en la reducción de pérdidas por pastoreo. Contrariamente a lo esperado, eventos LN favorecieron las mayores biomásas del grupo funcional S, debido a la proliferación de diatomeas centrales y en cadenas, de fases intermedias. Seguidamente, se muestran biomásas del grupo funcional R, ligeramente mayores en periodos cálidos que en periodos fríos, lo que no coincidiría del todo, con las características de dicho grupo.

5.4.5 Relación entre los grupos funcionales y las variables ambientales

La determinación de 6 subgrupos funcionales mediante el análisis multivariado de ACC, estableció concordancias con el ADL en cuanto a la asociación de los subgrupos funcionales a variables ambientales. Comparando con los grupos funcionales propuestos por Reynolds (1988), los subgrupos C1 y C2 coinciden parcialmente con el requerimiento de silicatos, pues según REYNOLDS,

las especies del grupo funcional C son mesotróficas. Por ello, el subgrupo C1 estaría mejor definido funcionalmente, ya que el C2, con especies como *Emiliana huxleyi* y los nanoflagelados, tienden a la preferencia por condiciones eutróficas.

La coincidencia de los subgrupos S1 y S2 se da con el grupo funcional S propuesto por Reynolds (1988), donde éste se registra a altas temperaturas y condiciones de estratificación, teniendo como especies representativas a *Akashiwo sanguinea* y *Prorocentrum micans*.

Los subgrupos funcionales R1 y R2 coincidieron con el grupo funcional R de Reynolds (1988), dándose concordancias con nitratos, fosfatos, Índice de afloramiento, condiciones turbulentas que señala Reynolds (1988) para dicho grupo funcional. Al respecto, R1, con las especies *Detonula pumila*, *Skeletonema costatum* y *Thalassionema nitzschioides*, fue el subgrupo funcional mejor definido.

Respecto a la asociación de cada subgrupo funcional con las variables ambientales, en el caso del subgrupo R1, especies como *Ch. didymus*, *Ch. debilis*, *Ch. affinis*, *Ch. lorenzianus* no coincidieron en su asociación con los nitratos; respecto a lo encontrado por Alves *et al.* (2008) para los fiordos chilenos, pero sí en la correlación de *L. danicus* con períodos de mezcla. Situación contraria se dio en bahías donde Náquira (2011), asoció principalmente estas especies con altos niveles de oxígeno disuelto. Otras especies del subgrupo R1 como *Skeletonema costatum* y *Thalassionema nitzschioides* fueron asociadas por Alves de Souza *et al.*, 2008, a condiciones estratificadas y de altos silicatos, mientras que, en el presente estudio, se asociaron a condiciones de activo afloramiento, y concentraciones altas de nitratos y fosfatos. Tal situación se dio en la bahía Paracas (Sánchez *et al.*, 2019) donde las más altas abundancias de diatomeas como *L. danicus* y *Ch. affinis*,

producidas por floraciones primaverales de estas especies, estuvieron asociadas a aguas con bajos nutrientes y altos valores de oxígeno. Respecto a la asociación de *S. costatum* (grupo funcional R) con altas temperaturas en bahías (Náquira *et al.*, 2011), ésta difirió con el presente estudio en el que se asoció principalmente con temperaturas frías.

La variabilidad estacional de los nutrientes se asocia con la variabilidad en la intensidad de los eventos de afloramiento, máximos en invierno y primavera, y más débiles en verano y otoño (Calienes *et al.*, 1985; Graco *et al.*, 2007); así como al efecto del ENSO. En el presente estudio, se presentó una marcada estacionalidad de los nutrientes, acorde con lo citado. Al respecto, las menores biomásas de los grupos funcionales R y S en primavera, coincidieron con las altas concentraciones de nutrientes registrados en dicha estación, probablemente debido a que no fijaron dichos nutrientes.

En estudios previos sobre grupos funcionales en el Sistema de la Corriente de Humboldt (Alves de Souza *et al.*, 2008; Náquira, 2011) también se aplicaron técnicas de ordenación multivariada para la clasificación de tales grupos. La asociación de especies del grupo funcional C, como *Alexandrium* sp. con concentraciones de nitritos coincidió con resultados obtenidos en Sánchez *et al.*, 2017, donde las abundancias de *A. peruvianum* se relacionaron con dicho nutriente. La inclusión del cocolitofórido *E. huxleyi*, en el subgrupo funcional C2, vinculado a condiciones de afloramiento, se relacionó con lo encontrado por Alvites (2016) frente a Callao, donde dicha especie presentó diferentes morfotipos desde el sobrecalcificado en el área costera hasta el ligeramente calcificado en el área

oceánica, además de provenir de dos linajes adaptados a vivir en aguas cálidas-templadas, así como en masas de agua más frías (Hagino *et al.*, 2011).

En cuanto a la asociación del subgrupo S1, integrado por las especies como *Akashiwo sanguinea*, *Helicotheca tamesis* y *Diplopelta* sp., con altas temperaturas, concuerda con el papel crucial que juega la temperatura superficial del mar en el calentamiento de las capas superficiales del mar y en la ocurrencia de floraciones algales inocuas producidas por *A. sanguinea* al acelerar tasas de crecimiento de estas especies (Ralston *et al.*, 2014).

V. CONCLUSIONES

- El diagrama CSR permitió clasificar 292 especies fitoplanctónicas peruanas en grupos funcionales: 140 especies en el grupo funcional R, 133 especies en el grupo funcional S y 19 especies en el grupo funcional C.
- La primera hipótesis sobre mayores diferencias espacio-temporales en los grupos funcionales que en los taxonómicos fue apoyada parcialmente, ya que hubo diferencias significativas similares entre grupos taxonómicos y funcionales, tanto en latitudes, longitudes, años y estaciones. Además, los límites de confianza en los grupos funcionales fueron más precisos que en los grupos taxonómicos.
- La segunda hipótesis sobre mayor porcentaje de explicación de los grupos funcionales por las variables ambientales fue apoyada parcialmente, ya que en los GAMs los porcentajes de desviación explicada fueron similares entre grupos taxonómicos y funcionales.
- Los grupos funcionales R y S fueron los que comprendieron a la mayoría de especies, destacando en el grupo funcional R, las diatomeas elongadas; mientras que en el grupo funcional S destacaron los dinoflagelados, diatomeas centrales grandes y silicoflagelados. En el grupo funcional C destacaron los cocolitofóridos y algunos dinoflagelados productores de FAN.
- Las mayores biomásas de los grupos funcionales R y S ocurrieron en el área central del NECH, mientras que las del grupo funcional C en el área norte.

- Las mayores biomásas de los grupos funcionales R y S se presentaron dentro de las 20 mn, y del grupo funcional C a 60 mn.
- El grupo funcional C se asoció con condiciones intermedias de afloramiento, concentraciones medias de silicatos, nitratos y baja salinidad. El grupo funcional S se relacionó con altas temperaturas, altas concentraciones de fosfatos y silicatos y baja salinidad. El grupo funcional R dominó en condiciones de afloramiento, turbulencia, bajas temperaturas, y altas concentraciones de nitratos y nitritos.

VII. RECOMENDACIONES

- Se recomienda usar el enfoque de grupos funcionales del fitoplancton para evaluar las variaciones espacio-temporales, así como sus relaciones con los factores ambientales, ampliando la cobertura espacial a la parte costera, así como su monitoreo a largo plazo.
- La clasificación de 292 especies fitoplanctónicas peruanas en los grupos C, S y R realizada en el presente estudio, permitirá investigar directamente los grupos funcionales en el NECH.
- Sin embargo, se recomienda usar no sólo características morfométricas para definir los grupos funcionales, sino también usar las características fisiológicas y ecológicas.
- También se recomienda añadir otras variables ambientales para relacionarlas con los grupos funcionales, como la profundidad de capa de mezcla, frentes de clorofila y estabilidad de la columna de agua, relación N/P, etc.
- Se recomienda usar el enfoque de grupos funcionales en otras comunidades marinas (zooplancton, bentos, necton).

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALAMO A. 1989. Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*), 1974-1982, p. 105-108. In D. Pauly, P. Muck, J. Mendo and I. Tsukayama (eds.) The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, 438 p. Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao, Perú; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany; and International Center for living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.
- ALLENDE 2019. Phytoplankton functional group classifications as a tool for biomonitoring shallow lakes: a case study. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 420 (5).
- ALONSO R. R. 2004. Hidrología y Condiciones ambientales que determinan la proliferación de dinoflagelados causantes de marea roja en la Bahía de Mazatlán, SIN., México. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR)
- ALVES DE SOUZA C, GONZÁLES M, IRIARTE J. 2008. Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *Journal of Plankton Research* 30 (11): 1233-1243.
- ALVITES D. 2016. Variabilidad espacial y calcificación de las comunidades de cocolitofóridos en el sistema de afloramiento costero frente al Callao-Perú. Tesis Maestría Ciencias del Mar. UPCH.
- ASSMY, P., SMETACEK, V., 2009. Algal blooms. *Encyclopedia of Microbiology*. Elsevier, Oxford, 27–41 <https://doi.org/10.13140/2.1.4051.8081>.
- BADYLAK S, EDWARD J. PHILIPS & L. MATHEWS 2014. *Akashiwo sanguinea* (Dinophyceae) blooms in a sub-tropical estuary. An alga for all seasons. *Plankton Benthos Res* 9(3): 1–9.
- BALCH, WI. M. 2018. The Ecology, Biogeochemistry, and Optical Properties of Coccolithophores. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 10: 71–98.
- BALECH, E. & TANGEN, K. 1985. Morphology and taxonomy of toxic species in the Tamarensis group (Dinophyceae): *Alexandrium excavatum* (Braarud) comb.

- nov. and *Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) comb. nov. *Sarsia*. 70: 333-343.
- BALECH, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. *Publicaciones Especiales, Instituto Español de Oceanografía*. 1, 310 pp.
- BENDSCHNEIDER, K. Y ROBINSON, R.J. 1952. A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea water. Technical Report N° 8.
- BERNALES A, CHANG F, SÁNCHEZ S, LEDESMA J, NELLY J, QUISPE J. Y ARAMAYO V. 2011. Comportamiento nictimeral del fitoplancton frente al Callao (12°S), Perú. *Bol. Inst. Mar Perú*. 26 (1-2): 33 – 38. ISSN 0458-7766.
- BRAVO-SIERRA, ERNESTO 2004. Fitoflagelados potencialmente tóxicos y nocivos de costas del Pacífico mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 52 (Suppl. 1): 5-16.
- BRUN P, VOGT MELKE, PAYNE MARK R., GRUBER NICOLAS, O'BRIEN COLLEEN J., BUITENHUIS ERIK T., LE QUERE CORINNE, LEBLANC KARINE, LUO YA-WEI. 2015. *Limnol. Oceanogr.* 60: 1020–1038.
- CALIENES, R., O. GUILLÉN, N. LOSTAUNAU, 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa peruana. *Bol. Extraord. IMARPE*, Vol 10, N° 1.
- CASTILLO PR, VÁSQUEZ L, SEGURA M, PERALTILLA S, 2006. Distribución vertical de la anchoveta peruana desde Tumbes a Tacna en el verano 2002, relacionada con la temperatura y la salinidad. *Inf. Inst. Mar Perú* 33(3): 123-130.
- CIANELLI, L; FAUCHALD, P; CHAN, K; AGOSTINI, V; DINGSØR, G. 2008. Spatial fisheries ecology: Recent progress and future prospects. *J. Mar. Sys.* 71:223-236.
- CUPP, E. 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 5, 1-237.
- DELGADO, E. 1995. Seasonal variation of phytoplankton in the area of Callao during El Niño (10-200 mn).
- ESPINOZA-MORRIBERÓN D., V. ECHEVIN, F. COLAS, J. TAM, J. LEDESMA, L. VÁSQUEZ, M. GRACO, 2017. Impacts of El Niño events on the Peruvian upwelling system productivity, *J. Geophys. Res. Oceans*, 1:22.
- FALKOWSKI P. G. 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global

- biogeochemical cycles. *Photosynth Res.* 1994 Mar; 39(3): 235–258. doi: 10.1007/BF00014586
- FALKOWSKI, PG, BARBER RT, SMETACEK V, 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* 281:200-206.
- GODRIJAN J, YOUNG J, MARIC D, PRECALI R, 2018. Coastal zones as important habitats of coccolithophores: A study of species diversity, succession, and life-cycle phases. *Limnol. Oceanogr*, 63: 1692–1710.
- GRACO, M., J. LEDESMA, G. FLORES, M. GIRÓN. 2007. Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Rev. Peru Biol.*, Vol.14, N°.1.
- GUILLÉN, O. Y CALIENES R, 1981. Productividad y afloramiento frente a las aguas costeras peruanas. *Bol. Vol. Extraord. ICANE*: 130-146.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. U. 1995. Planktonic diatoms from the Gulf of California and coasts off Baja California: the genera *Rhizosolenia*, *Proboscia*, *Pseudosolenia*, and former *Rhizosolenia* species. *Diatom Res.*, 10 (2), pp. 251-267.
- K. HAGINO, E.M. BENDIF, J.R. YOUNG, K. KOGAME, I. PROBERT, Y. TAKANO, T. HORIGUCHI, C. DE VARGAS, H. OKADA, 2011. New evidence for morphological and genetic variation in the cosmopolitan coccolithophore *Emiliana huxleyi* (prymnesiophyceae) from the COX1b-ATP4 genes1. *Journal of Phycology*, 47, pp. 1164-1176.
- HASTIE, T; TIBSHIRANI, R. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London.
- TER BRAAK, C. J. F. 1987. Ordination. Pages 91–173 in Jongman, R. H., Ter Braak, C. J. F., and Van Tongeren, O. F. R., eds. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Pudoc. Wageningen. [Google Scholar](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000027729.53348.c7)
- KAMENIR, Y., DUBINSKY, Z. & ZOHARY, T., 2004. Phytoplankton size structure stability in a meso-eutrophic SUBTROPICAL LAKE. *HYDROBIOLOGIA* () 520: 89. [HTTPS://DOI.ORG/10.1023/B:HYDR.0000027729.53348.c7](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000027729.53348.c7).
- KAMPTNER E. 1943. Zur Revision der Coccolithen-Species *Pontosphaera huxleyi* Lohmann. *Anz Akad Wiss Wien, Math - Naturw Kl* 80: 43—49
- KOCIOLEK, J.P.; BALASUBRAMANIAN, K.; BLANCO, S.; COSTE, M.; ECTOR, L.; LIU,

- Y.; KULIKOVSKIY, M.; LUNDHOLM, N.; LUDWIG, T.; POTAPOVA, M.; RIMET, F.; SABBE, K.; SALA, S.; SAR, E.; TAYLOR, J.; VAN DE VIJVER, B.; WETZEL, C.E.; WILLIAMS, D.M.; WITKOWSKI, A.; WITKOWSKI, J., 2019. DiatomBase. *Neocalyptrella robusta* (G.Norman ex Ralfs) Hernández-Becerril & Meave del Castillo, 1997. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=345491> on 2019-09-16.
- KRUK, C., DEVERCELLI, M., HUSZAR, V.L.M., HERNÁNDEZ, E., BEAMUD, G., DIAZ, M., SILVA, L.H.S. & SEGURA, A.M. 2017. Classification of Reynolds phytoplankton functional groups using individual traits and machine learning techniques. *Freshwater Biology*, 62(10), 1681- 1692. <https://doi.org/10.1111/fwb.12968>
- KRUK C, PEETERS ETHM, VAN NES EH, HUSZAR VLM, COSTA LS, SCHEFFER M. 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnol Oceanogr* 56: 110–118.
- LICEA, S.J., MORENO, L, SANTOYO H, FIGUEROA G. 1995. Dinoflagelados del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- LIPS, I., LIPS U. 2010. Phytoplankton dynamics affected by the coastal upwelling events in the Gulf of Finland in July- August 2006. *Journal of Plankton Research*, Volume 32, N° 9: 1269-1282.
- LOHMANN, H., 1902. Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs. *Archiv für Protistenkunde*. 1: 89-165.
- MARDIA, K.V., 1970, “Measures of Multivariate Skewness and Kurtosis with Applications,” *Biometrika*, 57, 519 – 530.
- MARGALEF, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1, 493–509.
- MITRA A. 2017. Mixotrophy in the Marine Plankton. *Annual Review of Marine Science* 9:1, 311-335.
- MOESTRUP, Ø .; AKSELMANN-CARDELLA, R .; CHURRO, C .; FRAGA, S .; HOPPENRATH, M .; IWATAKI, M .; LARSEN, J .; LUNDHOLM, N .; ZINGONE,

- A. (Eds) (2009 en adelante). Lista de referencia taxonómica de la COI y la UNESCO de microalgas nocivas. Consultado en <http://www.marinespecies.org/hab> el 2020-09-03. doi: 10.14284 / 362
- MONTAGNES D, BERGES J, HARRISON J & TAYLOR F. 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 39:1044–60.
- MORENO-RUIZ, J. L, LICEA, S, SANTOYO, H. 1996. Diatomeas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- NARASIMHA K, SARMA N, PANDI S R, CHIRANJEEVULU G, KIRAN R Y MURALIKRISHNA R. 2017. Hydrodynamic control of microphytoplankton bloom in a coastal sea. *J. Earth Syst. Sci.* 126:82. DOI 10.1007/s12040-017-0867-2.
- NÁQUIRA T, 2011. Caracterización de la estructura y diversidad funcional del fitoplancton de las bahías de Samanco, Sechura y Lagunillas, Perú. Tesis Maestría en Ecología Aplicada. UNALM.
- OCHOA N., ROJAS DE MENDIOLA B. Y GÓMEZ O. 1985. Identificación del fenómeno “El Niño” a través de los organismos fitoplanctónicos. En: *El Niño. Su impacto en la fauna marina.*
- OCHOA, N. Y O. GÓMEZ. 1988. Variación espacio temporal del fitoplancton frente al Callao, Perú, en 1986. En: H. Salzwedel y A. Landa (eds): *Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano.* Bol. Inst. Mar Perú. Vol. Extraordinario, 51-57.
- OCHOA, N. Y J. TARAZONA, 2003. Variabilidad temporal de pequeña escala en el fitoplancton de bahía Independencia, Pisco, Perú. *Rev.peru.biol.* 10(1): 59-66.
- PADISÁK, J., L.O. CROSSETTI, L. NASELLI-FLORES 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621: 1-19.
- PIET, G. 2002. Using external information and GAMs to improve catch-at-age indices for North Sea plaice and sole. – *ICES J. Mar. Sci.*, 59: 624–632.

- QUISPE-CCALLUARI C., J. TAM, H. DEMARCO, A. CHAMORRO, D. ESPINOZA-MORRIBERÓN, C. ROMERO, N. DOMINGUEZ, J. RAMOS, R. OLIVEROS-RAMOS, 2018. An index of coastal thermal effects of El Niño Southern Oscillation on the Peruvian Upwelling Ecosystem. International Journal of Climatology. Volume 38, Issue 7 p. 3191-3201.
- RALSTON, D., KEAFER, B., BROSNAHAN, M., AND ANDERSON, D. 2014. "Temperature Dependence of an Estuarine Harmful Algal Bloom: Resolving Interannual Variability in Bloom Dynamics Using a Degree-Day Approach." *Limnol. Oceanogr.* 59 (4): 1112-26.
- R CORE TEAM, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria URL <http://www.R-project.org/>.
- REYNOLDS C. S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In Sandgren, C. D. eds. *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton* Cambridge University Press Cambridge 388-483
- REYNOLDS, C. S., V. HUSZAR, C. KRUK, L. NASELLI-FLORES, & S. MELO, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*. 24: 417–428, <http://plankt.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/24/5/417>.
- REYNOLDS CS 2006. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, 535 pp.
- ROJAS DE MENDIOLA B. 1981. Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian coast. En: *Coastal upwelling*. F.A. Richards (ed.), American Geophysical Union, Washington D.C: 348-356.
- ROJAS DE MENDIOLA B., GÓMEZ O., OCHOA N. 1985 Efectos del Fenómeno "El Niño" sobre el fitoplancton. En: *El Niño. Su impacto en la fauna marina*.
- SALMASO N., PADISAK J., 2007. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* 578: 97–112.
- SÁNCHEZ S, BERNALES A, DELGADO E, CHANG FC, JACOBO N. 2017. Variability and Biogeographical Distribution of Harmful Algal Blooms in Bays of High

- Productivity off Peruvian Coast (2012-2015). *J Environ Anal Toxicol* 7: 530.
- SCHAPIRA M, VINCENT D, GENTILHOMME V, SEURONT L, 2008. Temporal patterns of phytoplankton assemblages, size spectra and diversity during the wane of a *Phaeocystis globosa* spring bloom in hydrologically contrasted coastal waters. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*.
- SEVINDIK T.O., CELIK K. AND NASELLI-FLORES L., 2017. Spatial heterogeneity and seasonal succession of phytoplankton functional groups along the vertical gradient in a mesotrophic reservoir. *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.*, 53: 129–141.
- SMAYDA T. J., & REYNOLDS, C. S. 2001. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Research*, 23: 5, 447-461.
- SHERMAN K AND HEMPEL G. (EDITORS) 2009. The UNEP Large Marine Ecosystem Report: A perspective on changing conditions in LMEs of the world's Regional Seas. UNEP Regional Seas Report and Studies N° 182. United Nations Environment Programme. Nairobi, Kenya.
- SHERMAN K., A.M. DUDA. 1999. An ecosystem approach to global assessment and management of coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190:271-287.
- SHIKATA T., SOU N, SEOK-JIM O, TADASHI M, YASUHIRO Y, YOHEI S, YUJI O., TSUNEO H. 2008. Effects of down- and up-shocks from rapid changes of salinity on survival and growth of estuarine phytoplankters. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, 53 (1), 81–87.
- SMAYDA T. J., & REYNOLDS, C. S. 2003. Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research*, 49(2), 95–106. doi: 10.1016/s1385-1101(02)00219-8.
- SOURNIA, A. 1982. Form and function in marine phytoplankton. *Biological Reviews*, 57 (3), 347-394.
- STOECKER D, LI A, WAYNE D, GUSTAFSON D. 1997. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Mar Ecol Prog Ser* 152:1-12.
- STOECKER D, HANSEN P, CARON D.
- STRICKLAND, R, R. EPPLEY Y B. DE MENDIOLA. 1969. Poblaciones de fitoplancton, nutrientes y fotosíntesis en aguas costeras peruanas. *Bol.Inst. Mar Perú*. Vol. 2, 1:4-45.

- SUN J, LIU D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Research*, 25:11, 1331-1346.
- TAYLOR M. H. 2008. The Northern Humboldt Current Ecosystem and its resource dynamics: Insights from a trophic modeling and time series analysis. PhD Thesis. Bremen University.
- TOMAS C. R., RYTTER G. 1997. Identifying Marine Phytoplankton. San Diego Academic Press, Print.
- VENABLES, W; RIPLEY, B. 2002. Modern applied statistics with S. 4th ed. Springer-Verlag, New York. 60 p.
- VENABLES, W; DICHMONT, C. 2004. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fish. Res.* 70:315-333.
- World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022-01-20. doi:10.14284/170
- YOUNG J. R. 1994. Variation in *Emiliana huxleyi* coccolith morphology in samples from the Norwegian EHUX experiment, 1992. *Sarsia* 79: 417-425. doi: 10.1080/00364827.1994.10413573.
- YU, H. JUN-HUA WU, CHENG-XUE MA & XUE-BO QIN, 2012. Seasonal dynamics of phytoplankton functional groups and its relationship with the environment in river: a case study in northeast China, *Journal of Freshwater Ecology*, 27:3, 429-441, DOI: 10.1080/02705060.2012.667371.

IX. ANEXOS

Anexo 1. Expertos y referencias bibliográficas consultados para la clasificación ecológica

Expertos	Blanca Rojas de Mendiola
	Noemí Ochoa
	Olga Gómez
	Sonia Sánchez
	Elcira Delgado
	Flor Chang
	Martha Estrada (com. pers)
	Nelly Jacobo
	Patricia Villanueva
	Maribel Baylon
Referencias bibliográficas	Alamo (1989)
	Rojas de Mendiola (1981)
	Rojas de Mendiola <i>et al.</i> (1985)
	Balech, E. (1988)
	Cupp, E. (1943)
	Sournia, A (1982)
	Ochoa N., <i>et al.</i> (1985)
	Ochoa, N. y Gómez. (1988)
	Delgado, (1995)
	Sánchez <i>et al.</i> (2017)
	Tomas <i>et al.</i> , (2017)
	Narasimha <i>et. al.</i> , (2017)
	Hernández-Becerril, D. (1995)
	Licea <i>et al.</i> , (1995)
Moreno-Ruiz <i>et.al</i> , (1996)	

Anexo 2. Biovolumen, biomasa, área celular, MDL, S/V.MDL, S/V de las especies del NECH con su respectivo grupo funcional según la clasificación morfométrica del presente estudio.

Especie	BIOVOLUMEN CELULAR ($\mu\text{m}^3.\text{cel}^{-1}$)	BIOMASA CELULAR ($\text{g}.\text{cel}^{-1}$)	BIOMASA CELULAR ($\mu\text{g}.\text{cel}^{-1}$)	ÁREA CELULAR ($\mu\text{m}^2.\text{cel}^{-1}$)	MDL (μm)	S/V.MDL	S/V (μm^{-1})	GRUPO FUNCIONAL (clasificación morfométrica)	GRUPO FUNCIONAL (clasificación ecológica)	Clase
DIATOMEAS										
<i>Actinocyclus</i> sp.	60219	6.6241E-08	0.0662	1937.54	71.25	2.29	0.03	S	S	Bacillariophyceae
<i>Actinocyclus octonarius</i>	44115	4.8527E-08	0.0485	1937.54	75.00	3.29	0.04	S	S	Bacillariophyceae
<i>Actinoptylus senarius</i>	24041	2.6445E-08	0.0264	11486.50	85.00	40.61	0.48	R	C	Bacillariophyceae
<i>Actinoptylus splendens</i>	24041	2.6445E-08	0.0264	19415.00	85.00	68.64	0.81	R	C	Bacillariophyceae
<i>Actinoptylus</i> sp.	24041	2.6445E-08	0.0264	15450.75	85.00	54.63	0.64	R	C	Bacillariophyceae
<i>Amphiprora</i> sp.	17031	1.8734E-08	0.0187	4053.00	72.00	17.13	0.24	S	S	Bacillariophyceae
<i>Amphora</i> sp.	2813	3.0940E-09	0.0031	2179.59	51.00	39.52	0.77	R	S	Bacillariophyceae
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	9518	1.0469E-08	0.0105	16879.15	168.98	299.68	1.77	R	R	Bacillariophyceae
<i>Asteromphalus arachne</i>	33938	3.7332E-08	0.0373	45628.10	49.20	66.15	1.34	R	R	Bacillariophyceae
<i>Asteromphalus robustus</i>	45628	5.0191E-08	0.0502	45628.10	49.20	49.20	1.00	R	R	Bacillariophyceae
<i>Asteromphalus heptactis</i>	33938	3.7332E-08	0.0373	14746.49	83.30	36.19	0.43	R	R	Bacillariophyceae
<i>Bacteriostrium delicatulum</i>	3044	3.3486E-09	0.0033	739.09	32.50	7.89	0.24	S	S	Bacillariophyceae
<i>Bacteriostrium comosum</i>	4003	4.4028E-09	0.0044	697.50	15.60	2.72	0.17	S	S	Bacillariophyceae
<i>Bacteriostrium hyalinum</i>	4962	5.4582E-09	0.0055	697.50	28.55	4.01	0.14	S	S	Bacillariophyceae
<i>Bacteriostrium</i> sp.	49	5.3744E-11	0.0001	90.48	23.78	44.04	1.85	R	S	Bacillariophyceae
<i>Cerataulina pelagica</i>	14060	1.5466E-08	0.0155	3434.12	158.05	38.60	0.24	S	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros aequatorialis</i>	624	6.8640E-10	0.0007	323.00	10.00	5.18	0.52	C	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros affinis</i>	1449	1.5938E-09	0.0016	655.25	35.00	16.07	0.46	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	360	3.9611E-10	0.0004	2537.00	10.80	76.09	7.05	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros anastomosans</i>	678	7.4580E-10	0.0007	722.00	6.00	6.39	1.06	C	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros brevis</i>	4228	4.6504E-09	0.0047	2157.00	40.00	20.41	0.51	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros coarctatus</i>	1449	1.5938E-09	0.0016	842.00	15.00	87.81	5.85	R	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros compressus</i>	1277	1.4043E-09	0.0014	686.66	21.00	10.70	0.51	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros concavicornis</i>	2899	3.1893E-09	0.0032	1112.38	347.00	133.13	0.38	R	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros constrictus</i>	2869	3.1560E-09	0.0032	1103.16	22.05	8.48	0.38	C	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros convolutus</i>	2899	3.1893E-09	0.0032	1112.38	347.00	133.13	0.38	R	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros costatus</i>	787	8.6563E-10	0.0009	482.28	22.81	13.98	0.61	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	2161	2.3767E-09	0.0024	936.34	264.00	114.41	0.43	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros dadayi</i>	2651	2.9161E-09	0.0029	1060.00	75.00	29.99	0.40	R	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros danicus</i>	532	5.8533E-10	0.0006	354.41	50.00	33.30	0.67	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros debilis</i>	2290	2.5190E-09	0.0025	1002.61	264.00	115.58	0.44	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros decipiens</i>	3405	3.7451E-09	0.0037	1296.04	130.00	49.49	0.38	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros dichchaeta</i>	21630	2.3793E-08	0.0238	4637.00	144.00	30.87	0.21	S	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros didymus</i>	1553	1.7086E-09	0.0017	750.68	294.00	142.09	0.48	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros eibonii</i>	2899	3.1893E-09	0.0032	1112.38	80.00	30.69	0.38	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros gracilis</i>	4241	4.6651E-09	0.0047	1602.00	30.00	11.33	0.38	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros laevis</i>	360	3.9611E-10	0.0004	1112.38	80.00	247.12	3.09	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros lauderi</i>	6653	7.3182E-09	0.0073	2338.32	49.00	17.22	0.35	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros laciniosus</i>	19132	2.1045E-08	0.0210	4144.00	210.00	45.49	0.22	S	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros lorentzianus</i>	3405	3.7451E-09	0.0037	1296.04	142.00	54.06	0.38	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros messanensis</i>	2863	3.1493E-09	0.0031	1251.00	99.00	43.26	0.44	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros peruvianus</i>	668	7.3480E-10	0.0007	255.25	15.00	5.73	0.38	C	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros pelagicus</i>	360	3.9611E-10	0.0004	1112.38	21.00	64.87	3.09	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros pendulus</i>	624	6.8640E-10	0.0007	1112.38	24.04	42.86	1.78	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros pseudo-curvisetus</i>	360	3.9611E-10	0.0004	936.34	20.59	53.54	2.60	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros radicans</i>	360	3.9611E-10	0.0004	1112.38	93.00	287.28	3.09	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros rastratus</i>	4158	4.5739E-09	0.0046	2281.75	75.00	41.16	0.55	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros subsecundus</i>	360	3.9611E-10	0.0004	1112.38	8.18	25.27	3.09	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros socialis</i>	82	9.0213E-11	0.0001	96.04	216.00	252.95	1.17	R	R	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros tetrastichon</i>	360	3.9611E-10	0.0004	1112.38	40.00	123.56	3.09	R	C	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros tortissimus</i>	360	3.9611E-10	0.0004	1112.38	40.00	123.56	3.09	R	S	Bacillariophyceae
<i>Carethron hystrix</i>	57274	6.3001E-08	0.0630	7693.82	172.00	23.11	0.13	S	S	Bacillariophyceae
<i>Chaetoceros</i> sp.	360	3.9611E-10	0.0004	280.10	40.00	31.11	0.78	R	R	Bacillariophyceae
<i>Cocconeis</i> sp.	341	3.7464E-10	0.0004	628.00	33.42	61.62	1.84	R	S	Bacillariophyceae
<i>Cylindrotheca closterium</i>	136	1.4924E-10	0.0001	239.84	78.11	138.07	1.77	R	R	Bacillariophyceae
<i>Climacodium frauenfeldianum</i>	15600	1.7160E-08	0.0172	13304.38	30.00	25.59	0.85	R	R	Bacillariophyceae
<i>Cyclotella</i> sp.	3493	3.8425E-09	0.0038	367.53	10.21	1.07	0.11	S	S	Bacillariophyceae
<i>Coscinodiscus centralis</i>	149065	1.6397E-07	0.1640	1590.44	300.00	3.20	0.01	S	S	Bacillariophyceae
<i>Coscinodiscus concinnus</i>	3391472	3.7306E-06	3.7306	1590.44	400.00	0.19	0.0005	S	S	Bacillariophyceae

Anexo 2 (continuación)

Especie	BIOVOLUMEN CELULAR ($\mu\text{m}^3 \cdot \text{cel}^{-1}$)	BIOMASA CELULAR ($\mu\text{g} \cdot \text{cel}^{-1}$)	BIOMASA CELULAR ($\mu\text{g} \cdot \text{cel}^{-1}$)	ÁREA CELULAR ($\mu\text{m}^2 \cdot \text{cel}^{-1}$)	MDL (μm)	S/V.MDL	S/V (μm^{-1})	GRUPO FUNCIONAL (clasificación morfolométrica)	GRUPO FUNCIONAL (clasificación ecológica)	Clase
DIATOMEAS										
<i>Coscinodiscus granii</i>	568089	6.2490E-07	0.6249	1169.16	335.00	0.69	0.00	S	S	Bacillariophyceae
<i>Coscinodiscus excentricus</i>	187311	2.0604E-07	0.2060	1169.16	100.00	0.62	0.01	S	S	Bacillariophyceae
<i>Coscinodiscus perforatus</i>	149065	1.6397E-07	0.1640	3129.05	106.00	2.23	0.02	S	S	Bacillariophyceae
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	108664	1.1953E-07	0.1195	13728.19	69.00	8.72	0.13	S	S	Bacillariophyceae
<i>Coscinodiscus walesii</i>	9277758	1.0206E-05	10.2055	673950.00	210.00	15.25	0.07	S	S	Bacillariophyceae
<i>Coscinodiscus sp.</i>	1590	1.7495E-09	0.0017	1169.16	68.71	50.51	0.74	R	S	Bacillariophyceae
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	7623	8.3854E-09	0.0084	1197.71	75.25	11.82	0.16	S	S	Bacillariophyceae
<i>Detonula confervacea</i>	4990	5.4887E-09	0.0055	2545.75	25.00	12.76	0.51	R	R	Bacillariophyceae
<i>Detonula pumila</i>	2651	2.9161E-09	0.0029	1060.00	120.00	47.98	0.40	R	R	Bacillariophyceae
<i>Ditylum brightwellii</i>	46603	5.1264E-08	0.0513	61608.59	300.00	396.59	1.32	R	R	Bacillariophyceae
<i>Entomoneis alata</i>	6297	6.9270E-09	0.0069	3329.59	69.60	36.80	0.53	R	R	Bacillariophyceae
<i>Eucampia zodiacus</i>	23769	2.6146E-08	0.0261	5797.02	162.00	39.51	0.24	S	S	Bacillariophyceae
<i>Ethmodiscus gazellae</i>	471000000	5.1810E-03	5181.0000	8249822.31	2000.00	3.50	0.002	S	S	Bacillariophyceae
<i>Fragilariaopsis doliiolus</i>	2555	2.8100E-09	0.0028	1309.66	49.00	25.01	0.51	R	R	Bacillariophyceae
<i>Guinardia delicatula</i>	2328	2.5610E-09	0.0026	452.81	120.00	23.34	0.19	S	S	Bacillariophyceae
<i>Guinardia striata</i>	16107	1.7718E-08	0.0177	2601.71	166.44	26.88	0.16	S	S	Bacillariophyceae
<i>Guinardia flaccida</i>	38927	4.2820E-08	0.0428	2644.76	170.56	11.59	0.07	S	S	Bacillariophyceae
<i>Grammatophora angulosa</i>	1166	1.2830E-09	0.0013	2564.88	18.00	39.58	2.20	R	R	Bacillariophyceae
<i>Grammatophora marina</i>	1166	1.2830E-09	0.0013	2564.88	18.00	39.58	2.20	R	R	Bacillariophyceae
<i>Grammatophora oceanica</i>	1166	1.2830E-09	0.0013	2564.88	18.00	39.58	2.20	R	R	Bacillariophyceae
<i>Gyrosigma sp.</i>	211837	2.3302E-07	0.2330	11587.59	249.90	13.67	0.05	S	S	Bacillariophyceae
<i>Haslea sp.</i>	9504	1.0454E-08	0.0105	17757.85	531.53	993.14	1.87	R	R	Bacillariophyceae
<i>Helicotheca tamesis</i>	72060	7.9266E-08	0.0793	12660.62	90.00	15.81	0.18	S	S	Bacillariophyceae
<i>Hemiaulus hauckii</i>	17741	1.9515E-08	0.0195	1659.32	64.33	6.02	0.09	S	S	Bacillariophyceae
<i>Hemiaulus sinensis</i>	4377	4.8149E-09	0.0048	1659.32	53.00	20.09	0.38	R	R	Bacillariophyceae
<i>Hemiaulus membranaceus</i>	4330	4.7630E-09	0.0048	1659.32	97.00	37.17	0.38	R	S	Bacillariophyceae
<i>Hemidiscus cuneiformis</i>	15553	1.7108E-08	0.0171	16904.42	288.00	313.02	1.09	R	C	Bacillariophyceae
<i>Lauderia annulata</i>	3534	3.8874E-09	0.0039	1296.00	96.00	35.21	0.37	R	R	Bacillariophyceae
<i>Leptocylindrus danicus</i>	1138	1.2515E-09	0.0013	820.65	104.18	75.14	0.72	R	R	Bacillariophyceae
<i>Leptocylindrus cf. danicus</i>	1138	1.2515E-09	0.0013	820.65	60.36	43.54	0.72	R	R	Bacillariophyceae
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i>	2515	2.7661E-09	0.0028	1332.41	69.18	36.66	0.53	R	R	Bacillariophyceae
<i>Leptocylindrus minimus</i>	1139	1.2529E-09	0.0013	289.53	90.19	22.93	0.25	S	R	Bacillariophyceae
<i>Licmophora abbreviata</i>	17498	1.9248E-08	0.0192	529.55	47.00	1.42	0.03	S	S	Bacillariophyceae
<i>Lioloma delicatulum</i>	25750	2.8325E-08	0.0283	9326.60	442.50	160.27	0.36	R	S	Bacillariophyceae
<i>Lioloma pacificum</i>	5273	5.8008E-09	0.0058	5653.13	375.00	402.00	1.07	R	S	Bacillariophyceae
<i>Lithodesmium undulatum</i>	25014	2.7515E-08	0.0275	6645.00	36.92	9.81	0.27	S	S	Bacillariophyceae
<i>Melosira sulcata</i>	6280	6.9080E-09	0.0069	1885.00	130.00	39.02	0.30	R	S	Bacillariophyceae
<i>Melosira moniliformis</i>	6280	6.9080E-09	0.0069	1885.00	70.00	21.01	0.30	R	S	Bacillariophyceae
<i>Melosira sp.</i>	6280	6.9080E-09	0.0069	1885.00	17.38	5.22	0.30	C	S	Bacillariophyceae
<i>Navicula sp.</i>	966	1.0631E-09	0.0011	640.59	26.00	17.23	0.66	R	R	Bacillariophyceae
<i>Pseudo-nitzschia cf. lineola</i>	65487	7.2036E-08	0.0720	3314.26	200.00	10.12	0.05	S	S	Bacillariophyceae
<i>Nitzschia longissima</i>	350	3.8500E-10	0.0004	560.20	145.24	232.47	1.60	R	R	Bacillariophyceae
<i>Nitzschia bilobata</i>	294	3.2340E-10	0.0003	560.20	150.00	285.82	1.91	R	R	Bacillariophyceae
<i>Nitzschia sp.</i>	294	3.2340E-10	0.0003	560.20	40.04	76.29	1.91	R	R	Bacillariophyceae
<i>Odontella mobilensis</i>	61425	6.7568E-08	0.0676	50689.60	60.00	49.51	0.83	R	S	Bacillariophyceae
<i>Odontella sp.</i>	61425	6.7568E-08	0.0676	50689.60	60.00	49.51	0.83	R	S	Bacillariophyceae
<i>Planktoniella sol</i>	9889	1.0878E-08	0.0109	623.13	34.30	2.16	0.06	S	S	Bacillariophyceae
<i>Pleurosigma sp.</i>	30946	3.4041E-08	0.0340	9159.94	226.82	67.14	0.30	R	R	Bacillariophyceae
<i>Parosira sp.</i>	16926	1.8619E-08	0.0186	11425.58	33.00	22.44	0.68	R	S	Bacillariophyceae
<i>Proboscia alata</i>	56633	6.2296E-08	0.0623	13596.81	187.64	45.05	0.24	S	S	Bacillariophyceae
<i>Proboscia alata f. gracillima</i>	5652	6.2172E-09	0.0062	14.14	1000.00	2.50	0.00	S	S	Bacillariophyceae
<i>Proboscia alata v. indica</i>	56633	6.2296E-08	0.0623	5097.03	177.60	15.98	0.09	S	S	Bacillariophyceae
Grupo <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	1132	1.2457E-09	0.0012	318.06	126.69	35.58	0.28	R	C	Bacillariophyceae
<i>Pseudo-nitzschia pacifica</i>	903	9.9365E-10	0.0010	890.43	66.15	65.21	0.99	R	R	Bacillariophyceae
<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	277	3.0449E-10	0.0003	445.80	66.00	106.29	1.61	R	R	Bacillariophyceae
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	4708	5.1788E-09	0.0052	897.29	382.35	72.87	0.19	S	S	Bacillariophyceae
<i>Pseudo-nitzschia sp.</i>	590	6.4900E-10	0.0006	638.00	78.00	84.35	1.08	R	R	Bacillariophyceae
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	1516863	1.6685E-06	1.6685	108618.68	714.88	51.19	0.07	S	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia acuminata</i>	746444	8.2109E-07	0.8211	24881.41	264.00	8.80	0.03	S	S	Bacillariophyceae

Anexo 2 (continuación)

Especie	BIOVOLUMEN CELULAR (µm³.cel⁻¹)	BIOMASA CELULAR (g.cel⁻¹)	BIOMASA CELULAR (µg.cel⁻¹)	ÁREA CELULAR (µm².cel⁻¹)	MDL (µm)	S/V.MDL	S/V (µm⁻¹)	GRUPO FUNCIONAL (clasificación morfométrica)	GRUPO FUNCIONAL (clasificación ecológica)	Clase
DIATOMEAS										
<i>Rhizosolenia bergonii</i>	102566	1.1282E-07	0.1128	9653.49	392.00	36.89	0.09	S	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia castracanei</i>	5496531	6.0462E-06	6.0462	821262.59	1000.00	149.41	0.15	S	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia chunii</i>	20985	2.3083E-08	0.0231	2797.98	118.75	15.83	0.13	S	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia cylindrus</i>	6836	7.5196E-09	0.0075	26581.02	300.00	1166.52	3.89	R	R	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia formosa</i>	14507	1.5958E-08	0.0160	24881.41	230.00	394.48	1.72	R	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia hebetata</i>	6791	7.4696E-09	0.0075	5686.68	750.00	628.08	0.84	R	C	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia hebetata f. semispina</i>	6791	7.4696E-09	0.0075	5686.68	750.00	628.08	0.84	R	C	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia hyalina</i>	14314	1.5745E-08	0.0157	34346.25	300.00	719.85	2.40	R	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	604	6.6385E-10	0.0007	1188.00	297.50	585.63	1.97	R	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia pungens</i>	3630	3.9935E-09	0.0040	1300.62	180.00	64.49	0.36	R	R	Bacillariophyceae
<i>Neocalyptrella robusta</i>	555888	6.1148E-07	0.6115	28361.54	460.60	23.50	0.05	S	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia setigera</i>	8131	8.9445E-09	0.0089	3469.76	107.80	46.00	0.43	R	R	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia styliformis</i>	14507	1.5958E-08	0.0160	3315.85	294.00	67.20	0.23	S	S	Bacillariophyceae
<i>Rhizosolenia sp.</i>	93141	1.0245E-07	0.1025	19611.71	309.00	65.06	0.21	S	S	Bacillariophyceae
<i>Raperia tessellata</i>	40159	4.4175E-08	0.0442	1630.93	53.75	2.18	0.04	S	S	Bacillariophyceae
<i>Skeletonema costatum</i>	328	3.6103E-10	0.0004	113.66	176.00	60.95	0.35	R	R	Bacillariophyceae
<i>Stephanopyxis turris</i>	32306	3.5366E-08	0.0355	3136.68	89.00	8.64	0.10	S	S	Bacillariophyceae
<i>Stephanopyxis palmeriana</i>	104743	1.1522E-07	0.1152	33457.96	89.00	28.43	0.32	R	S	Bacillariophyceae
<i>Suriella sp.</i>	1178	1.2958E-09	0.0013	199.62	225.00	38.13	0.17	S	S	Bacillariophyceae
<i>Striatella unipunctata</i>	150148	1.6516E-07	0.1652	38092.00	65.37	16.58	0.25	S	S	Bacillariophyceae
<i>Synedra sp.</i>	53000	5.8300E-08	0.0583	21400.00	1000.00	403.77	0.40	R	R	Bacillariophyceae
<i>Thalassionema bacillaris</i>	1506	1.6566E-09	0.0017	1945.00	230.00	297.05	1.29	R	R	Bacillariophyceae
<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	2162	2.3782E-09	0.0024	2096.00	80.20	77.75	0.97	R	R	Bacillariophyceae
<i>Thalassionema nitzschoides</i>	825	9.0784E-10	0.0009	769.77	66.06	61.61	0.93	R	R	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira angulata</i>	19194	2.1113E-08	0.0211	983.14	44.00	2.25	0.05	S	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira anguste-lineata</i>	23587	2.5945E-08	0.0259	1217.37	39.00	2.01	0.05	S	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira mendiolana</i>	6902	7.5922E-09	0.0076	2124.00	45.00	13.85	0.31	R	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira minima</i>	510	5.6100E-10	0.0006	565.00	15.00	16.62	1.11	R	R	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira cf. parthenaea</i>	3354	3.6899E-09	0.0037	388.52	19.60	2.27	0.12	S	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira punctigera</i>	69620	7.6582E-08	0.0766	5027.00	186.00	13.43	0.07	S	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira rotula</i>	8482	9.3306E-09	0.0093	2544.69	38.43	11.53	0.30	R	R	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira subtilis</i>	3354	3.6899E-09	0.0037	388.52	20.00	2.32	0.12	S	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiosira sp.</i>	883	9.7093E-10	0.0010	154.89	33.09	5.81	0.18	S	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiothrix longissima</i>	18144	1.9958E-08	0.0200	15740.29	1793.00	1555.46	0.87	R	S	Bacillariophyceae
<i>Thalassiothrix sp.</i>	18144	1.9958E-08	0.0200	15740.29	1063.93	922.98	0.87	R	S	Bacillariophyceae
<i>Tropidoneis sp.</i>	1984	2.1827E-09	0.0022	3416.48	350.00	602.61	1.72	R	S	Bacillariophyceae
DINOFELAGELADOS										
<i>Akashiwo sanguinea</i>	16530	1.8183E-08	0.0182	2979.35	69.00	12.44	0.18	S	S	Dinophyceae
<i>Alexandrium sp.</i>	3036	3.3392E-09	0.0033	1083.41	27.00	9.64	0.36	C	C	Dinophyceae
<i>Alexandrium monilatum</i>	6650	7.3151E-09	0.0073	15867.00	27.00	64.42	2.39	R	R	Dinophyceae
<i>Amphidinium acutissimum</i>	1737	1.9110E-09	0.0019	4773.27	21.00	57.70	2.75	R	R	Dinophyceae
<i>Amphidinium sp.</i>	1737	1.9110E-09	0.0019	4773.27	21.00	57.70	2.75	R	R	Dinophyceae
<i>Tripes azoricus</i>	5402	5.9426E-09	0.0059	8073.86	120.00	179.34	1.49	R	R	Dinophyceae
<i>Tripes buceros</i>	8628	9.4912E-09	0.0095	8363.36	83.60	81.03	0.97	R	R	Dinophyceae
<i>Ceratium breve</i>	16368	1.8005E-08	0.0180	11710.27	175.00	125.20	0.72	R	S	Dinophyceae
<i>Tripes dens</i>	128141	1.4095E-07	0.1410	7760.78	290.00	17.56	0.06	S	R	Dinophyceae
<i>Tripes extensus</i>	13792	1.5172E-08	0.0152	3477.61	800.00	201.71	0.25	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes furca v. eugrammum</i>	10098	1.1108E-08	0.0111	17786.99	249.36	439.24	1.76	R	R	Dinophyceae
<i>Tripes furca</i>	10098	1.1108E-08	0.0111	17786.99	249.36	439.24	1.76	R	R	Dinophyceae
<i>Tripes fusus v. fusus</i>	4614	5.0756E-09	0.0051	3477.61	486.45	366.62	0.75	R	R	Dinophyceae
<i>Tripes fusus v. seta</i>	4614	5.0756E-09	0.0051	3477.61	327.90	247.13	0.75	R	S	Dinophyceae
<i>Tripes gibberus v. subaequale</i>	116424	1.2807E-07	0.1281	11710.27	100.00	10.06	0.10	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes horridus</i>	116424	1.2807E-07	0.1281	11710.27	204.34	20.55	0.10	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes inflatus</i>	4614	5.0756E-09	0.0051	3477.61	690.00	520.03	0.75	R	C	Dinophyceae
<i>Tripes kofoidii</i>	15765	1.7342E-08	0.0173	4198.66	210.00	55.93	0.27	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes longirostris</i>	4614	5.0756E-09	0.0051	3477.61	690.00	520.03	0.75	R	C	Dinophyceae
<i>Tripes macroceros</i>	50629	5.5692E-08	0.0557	4198.66	470.00	38.98	0.08	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes massiliensis</i>	188495	2.0734E-07	0.2073	11710.27	392.28	24.37	0.06	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes minutus</i>	15765	1.7342E-08	0.0173	4198.66	210.00	55.93	0.27	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes pentagonus</i>	2898	3.1879E-09	0.0032	4198.66	330.15	478.31	1.45	R	R	Dinophyceae
<i>Tripes setoceanus</i>	28964	3.1861E-08	0.0319	4198.66	326.01	47.26	0.14	S	S	Dinophyceae
<i>Tripes trichoceros</i>	10098	1.1108E-08	0.0111	4198.66	322.91	134.27	0.42	R	S	Dinophyceae
<i>Tripes muelleri</i>	16368	1.8005E-08	0.0180	11710.27	279.77	200.15	0.72	R	R	Dinophyceae
<i>Dinofurcula cf. ventralis</i>	23285	2.5614E-08	0.0256	2086.28	38.25	3.43	0.09	S	S	Dinophyceae

Anexo 2 (continuación)

Especie	BIOVOLUMEN CELULAR ($\mu\text{m}^3 \cdot \text{cel}^{-1}$)	BIOMASA CELULAR ($\text{g} \cdot \text{cel}^{-1}$)	BIOMASA CELULAR ($\mu\text{g} \cdot \text{cel}^{-1}$)	ÁREA CELULAR ($\mu\text{m}^2 \cdot \text{cel}^{-1}$)	MDL (μm)	S/V.MDL	S/V (μm^{-1})	GRUPO FUNCIONAL (clasificación morfométrica)	GRUPO FUNCIONAL (clasificación ecológica)	Clase
DINOFITOPITOS										
<i>Dinophysis acuminata</i>	8001	8.8011E-09	0.0088	4812.89	54.78	32.95	0.60	R	R	Dinophyceae
<i>Dinophysis acuta</i>	50385	5.5423E-08	0.0554	4812.89	75.20	7.18	0.10	S	S	Dinophyceae
<i>Dinophysis caudata</i>	28919	3.1811E-08	0.0318	8006.90	156.80	43.41	0.28	R	R	Dinophyceae
<i>Dinophysis cf. diegensis</i>	10346	1.1380E-08	0.0114	8006.90	68.00	52.63	0.77	R	S	Dinophyceae
<i>Phalacroma doryphorum</i>	10346	1.1380E-08	0.0114	8006.90	90.00	69.66	0.77	R	S	Dinophyceae
<i>Dinophysis hastata</i>	28323	3.1155E-08	0.0312	8006.90	100.00	28.27	0.28	R	S	Dinophyceae
<i>Phalacroma mitra</i>	50210	5.5231E-08	0.0552	8006.90	70.00	11.16	0.16	S	S	Dinophyceae
<i>Dinophysis ovum</i>	13832	1.5215E-08	0.0152	4812.89	80.00	27.84	0.35	R	S	Dinophyceae
<i>Phalacroma rotundatum</i>	21297	2.3427E-08	0.0234	3766.73	50.03	8.85	0.18	S	S	Dinophyceae
<i>Dinophysis tripos</i>	13561	1.4917E-08	0.0149	8006.90	74.00	43.69	0.59	R	R	Dinophyceae
<i>Dinophysis sp.</i>	10914	1.2005E-08	0.0120	7529.93	74.81	51.61	0.69	R	R	Dinophyceae
<i>Diplopetta steinii</i>	154844	1.7033E-07	0.1703	19000.09	60.96	7.48	0.12	S	S	Dinophyceae
<i>Preperidinium meunieri</i>	15167	1.6683E-08	0.0167	919.16	60.96	3.69	0.06	S	S	Dinophyceae
<i>Diplopetta asymmetrica</i>	132308	1.4554E-07	0.1455	19000.09	60.96	8.75	0.14	S	S	Dinophyceae
<i>Diplopetta sp.</i>	143576	1.5793E-07	0.1579	19000.09	60.96	8.07	0.13	S	S	Dinophyceae
<i>Glenodinium sp.</i>	12193	1.3413E-08	0.0134	2091.83	31.00	5.32	0.17	S	S	Dinophyceae
<i>Gonyaulax digitale</i>	22619	2.4881E-08	0.0249	2554.63	75.00	8.47	0.11	S	S	Dinophyceae
<i>Lingulodinium polyedra</i>	22619	2.4881E-08	0.0249	2554.63	50.00	5.65	0.11	S	S	Dinophyceae
<i>Gonyaulax polygramma</i>	58849	6.4733E-08	0.0647	2554.63	63.70	2.77	0.04	S	S	Dinophyceae
<i>Gonyaulax spinifera</i>	27081	2.9789E-08	0.0298	2554.63	45.00	4.24	0.09	S	S	Dinophyceae
<i>Gonyaulax sp.</i>	32792	3.6071E-08	0.0361	2554.63	32.60	2.54	0.08	S	S	Dinophyceae
<i>Gymnodinium lohmanni</i>	17430	1.9173E-08	0.0192	27437.36	127.40	200.55	1.57	R	R	Dinophyceae
<i>Gymnodinium sp.</i>	1019	1.1205E-09	0.0011	766.15	22.50	16.92	0.75	R	R	Dinophyceae
<i>Gyrodinium sp.</i>	11827	1.3010E-08	0.0130	1408.53	46.02	5.48	0.12	S	S	Dinophyceae
<i>Noctiluca scintillans</i>	2903484	3.1938E-06	3.1938	98422.96	177.00	6.00	0.03	S	S	Dinophyceae
<i>Oxyphysis oxytoxoides</i>	8807	9.6878E-09	0.0097	1292.86	117.60	17.26	0.15	S	S	Dinophyceae
<i>Oxytoxum laticeps</i>	5429	5.9716E-09	0.0060	887.81	48.00	7.85	0.16	S	S	Dinophyceae
<i>Oxytoxum scolopax</i>	2646	2.9107E-09	0.0029	1131.23	74.40	31.81	0.43	R	S	Dinophyceae
<i>Oxytoxum tessellatum</i>	40640	4.4704E-08	0.0447	887.81	88.00	1.92	0.02	S	S	Dinophyceae
<i>Oxytoxum sp.</i>	3547	3.9014E-09	0.0039	939.46	36.00	9.54	0.26	S	S	Dinophyceae
<i>Podolampas palmipes</i>	5093	5.6020E-09	0.0056	699.09	23.00	3.16	0.14	S	S	Dinophyceae
<i>Podolampas spinifera</i>	5093	5.6020E-09	0.0056	699.09	24.00	3.29	0.14	S	S	Dinophyceae
<i>Pronoctiluca pelagica</i>	2290	2.5192E-09	0.0025	562.56	36.00	8.84	0.25	S	S	Dinophyceae
<i>Pronoctiluca sp.</i>	3300	3.6300E-09	0.0036	562.56	36.00	6.14	0.17	S	S	Dinophyceae
<i>Prorocentrum arcuatum</i>	1606	1.7661E-09	0.0018	221.04	80.00	11.01	0.14	S	S	Dinophyceae
<i>Prorocentrum balticum</i>	1005	1.1052E-09	0.0011	1064.15	17.50	18.53	1.06	R	R	Dinophyceae
<i>Prorocentrum gracile</i>	2206	2.4270E-09	0.0024	2658.44	47.26	56.94	1.20	R	R	Dinophyceae
<i>Prorocentrum micans</i>	9665	1.0632E-08	0.0106	2582.99	45.96	12.28	0.27	S	S	Dinophyceae
<i>Prorocentrum cardatum</i>	468	5.1521E-10	0.0005	221.04	18.33	8.65	0.47	C	C	Dinophyceae
<i>Prorocentrum rostratum</i>	608	6.6881E-10	0.0007	221.04	60.00	21.81	0.36	R	R	Dinophyceae
<i>Prorocentrum vaginulum</i>	1660	1.8265E-09	0.0018	4579.39	23.75	65.50	2.76	R	R	Dinophyceae
<i>Prorocentrum sp.</i>	608	6.6881E-10	0.0007	221.04	66.00	23.99	0.36	R	R	Dinophyceae
<i>Protoperidinium balechii</i>	7363	8.0984E-09	0.0081	2041.37	31.25	8.66	0.28	C	R	Dinophyceae
<i>Protoperidinium brochii</i>	82318	9.0550E-08	0.0905	2041.37	111.00	2.75	0.02	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium cloudicans</i>	26333	2.8966E-08	0.0290	4817.83	72	13.17	0.18	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium conicoideis</i>	8633	9.4965E-09	0.0095	2220.01	38.75	9.96	0.26	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium conicum</i>	83285	9.1613E-08	0.0916	10107.64	78.4	9.51	0.12	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium crassipes</i>	163344	1.7968E-07	0.1797	21017.78	98	12.61	0.13	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium depressum</i>	260455	2.8650E-07	0.2865	25826.11	118	11.70	0.10	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium divergens</i>	215305	2.3684E-07	0.2368	25826.11	82	9.84	0.12	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium elegans</i>	215305	2.3684E-07	0.2368	25826.11	150	17.99	0.12	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium excentricum</i>	16151	1.7766E-08	0.0178	3743.87	46	10.66	0.23	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium grande</i>	215305	2.3684E-07	0.2368	16458.37	166	12.69	0.08	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium granii</i>	21300	2.3430E-08	0.0234	4099.58	50	9.62	0.19	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium leonis</i>	18213	2.0034E-08	0.0200	1894.16	49.2	5.12	0.10	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium longispinum</i>	6268	6.8944E-09	0.0069	1316.25	44.1	9.26	0.21	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium longipes</i>	72859	8.0145E-08	0.0801	26299.33	135	48.73	0.36	R	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium mendiolae</i>	30352	3.3387E-08	0.0334	6215.97	59	12.08	0.20	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium minutum</i>	13290	1.4619E-08	0.0146	2712.08	30	6.12	0.20	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium murrayi</i>	186374	2.0501E-07	0.2050	25826.11	208	28.82	0.14	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium oblongum</i>	181470	1.9962E-07	0.1996	16944.43	105	9.80	0.09	S	S	Dinophyceae

Anexo 2 (continuación)

Especie	BIOVOLUMEN CELULAR (µm ³ .cel ⁻¹)	BIOMASA CELULAR (g.cel ⁻¹)	BIOMASA CELULAR (µg.cel ⁻¹)	ÁREA CELULAR (µm ² .cel ⁻¹)	MDL (µm)	S/V.MDL	S/V (µm ⁻¹)	GRUPO FUNCIONAL (clasificación morfológica)	GRUPO FUNCIONAL (clasificación ecológica)	Clase
DINOFLAGELADOS										
<i>Protoperidinium obtusum</i> (ACF)	67815	7.4596E-08	0.0746	9073.44	65	8.70	0.13	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium oceanicum</i>	186374	2.0501E-07	0.2050	16021.49	162	13.93	0.09	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium pellucidum</i>	10601	1.1661E-08	0.0117	2591.01	39	9.53	0.24	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium pentagonum</i>	258604	2.8446E-07	0.2845	22972.05	106	9.42	0.09	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium peruvianum</i>	10601	1.1661E-08	0.0117	2591.01	39	9.53	0.24	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium pyrnum</i>	29307	3.2238E-08	0.0322	2081.92	95	6.75	0.07	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium subinermis</i>	258604	2.8446E-07	0.2845	22972.05	106.25	9.44	0.09	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium steinii</i>	5914	6.5051E-09	0.0065	1894.16	84	26.91	0.32	R	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium tenuissimum</i>	9161	1.0077E-08	0.0101	26299.33	36.00	103.35	2.87	R	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium thulesense</i>	59716	6.5688E-08	0.0657	8296.50	68.80	9.56	0.14	S	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium tristylum</i>	77500	8.5250E-08	0.0853	25826.11	81.00	26.99	0.33	R	S	Dinophyceae
<i>Protoperidinium</i> sp.	16724	1.8397E-08	0.0184	2081.92	42.00	5.23	0.12	S	S	Dinophyceae
<i>Pyrocistis elegans</i>	18937	2.0830E-08	0.0208	5039.90	58.80	15.65	0.27	S	S	Dinophyceae
<i>Pyrocystis fusiformis</i>	12379	1.3617E-08	0.0136	5039.90	84.00	34.20	0.41	R	S	Dinophyceae
<i>Pyrocystis lunula</i>	356047	3.9165E-07	0.3917	5039.90	168.56	2.39	0.01	S	S	Dinophyceae
<i>Pyrocystis noctiluca</i>	5821	6.4034E-09	0.0064	1546.31	24.50	6.51	0.27	S	S	Dinophyceae
<i>Pyrocystis</i> sp.	19635	2.1599E-08	0.0216	1546.31	84.00	6.62	0.08	S	S	Dinophyceae
<i>Pyrophacus harologium</i>	40896	4.4986E-08	0.0450	8709.81	51.00	10.86	0.21	S	S	Dinophyceae
<i>Pyrophacus steinii</i>	34600	3.8060E-08	0.0381	8709.81	60.00	15.10	0.25	S	S	Dinophyceae
<i>Pyrophacus vancamppae</i>	34600	3.8060E-08	0.0381	8709.81	60.00	15.10	0.25	S	S	Dinophyceae
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	6414	7.0552E-09	0.0071	699.28	30.00	3.27	0.11	S	C	Dinophyceae
SILICOFLAGELADOS										
<i>Dictyocha fibula</i>	5435	5.9786E-09	0.0060	1448.04	33.37	8.89	0.27	S	S	Dictyochophyceae
<i>Dictyocha octonaria</i>	5435	5.9786E-09	0.0060	1448.04	23.94	6.38	0.27	S	S	Dictyochophyceae
<i>Octactis octonaria</i>	9026	9.9282E-09	0.0099	2075.95	23.94	5.51	0.23	S	S	Dictyochophyceae
COCOLITOFORIDOS										
<i>Acanthoica quattrosipina</i>	412	4.5320E-10	0.0005	337.71	10.06	8.25	0.82	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Acanthoica</i> sp.	412	4.5320E-10	0.0005	337.71	8.00	6.56	0.82	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Anoplosolenia brasiliensis</i>	88	9.7060E-11	0.0001	90.10	29.00	29.61	1.02	R	C	Prymnesiophyceae
<i>Anoplosolenia</i> sp.	88	9.7060E-11	0.0001	90.10	29.00	29.61	1.02	R	C	Prymnesiophyceae
<i>Calciosolenia granii</i> v. <i>cylindrothecaeformis</i>	282	3.0980E-10	0.0003	322.50	32.29	36.98	1.15	R	C	Prymnesiophyceae
<i>Calciosolenia murrayi</i>	663	7.2930E-10	0.0007	322.50	32.29	15.71	0.49	R	C	Prymnesiophyceae
<i>Calciosolenia sinuosa</i>	282	3.0980E-10	0.0003	322.50	32.29	36.98	1.15	R	C	Prymnesiophyceae
<i>Calciosolenia</i> sp.	282	3.0980E-10	0.0003	322.50	29.00	33.21	1.15	R	C	Prymnesiophyceae
<i>Coccolithus pelagicus</i>	2145	2.3595E-09	0.0024	105.18	41.00	2.01	0.05	S	C	Prymnesiophyceae
<i>Emiliania huxleyi</i>	88	9.7004E-11	0.0001	105.18	6.27	7.48	1.19	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	815	8.9649E-10	0.0009	389.76	7.50	3.59	0.48	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Halopappus adriaticus</i>	436	4.7960E-10	0.0005	249.32	15.00	8.58	0.57	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Helicosphaera carteri</i>	1590	1.7487E-09	0.0017	397.57	22.50	5.63	0.25	S	S	Prymnesiophyceae
<i>Michaelsarsia splendens</i>	498	5.4821E-10	0.0005	249.32	15.00	7.50	0.50	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Michaelsarsia</i> sp.	498	5.4821E-10	0.0005	249.32	15.00	7.50	0.50	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Ophiaster hydroideus</i>	43	4.7763E-11	0.0000	249.32	5.75	33.02	5.74	R	C	Prymnesiophyceae
<i>Pontosphaera</i> sp.	5964	6.5604E-09	0.0066	74.42	10.00	0.12	0.01	S	C	Prymnesiophyceae
<i>Rhabdosphaera</i> sp.	82	8.9715E-11	0.0001	74.42	10.00	9.12	0.91	C	C	Prymnesiophyceae
<i>Syracosphaera</i> sp.	498	5.4821E-10	0.0005	74.42	15.06	2.25	0.15	S	C	Prymnesiophyceae
<i>Coccolito</i> (NI)	82	8.9715E-11	0.0001	74.42	6.27	5.72	0.91	C	C	Prymnesiophyceae
EUGLENOZOOS										
<i>Eutreptiella gymnastica</i>	10522	1.1574E-08	0.0116	526.11	69.00	3.45	0.05	S	S	Euglenophyceae
<i>Eutreptia</i> sp.	8466	9.3123E-09	0.0093	526.11	22.00	1.37	0.06	S	S	Euglenophyceae
FITOFLAGELADOS										
<i>Leucocryptos marina</i>	384	4.2257E-10	0.0004	673.71	16.00	28.06	1.75	R	C	Cryptophyceae
<i>Tetraselmis</i> sp.	300	3.3000E-10	0.0003	673.71	16.00	35.93	2.25	R	C	Chlorodendrophyceae
<i>Meringosphaera</i> sp.	268	2.9480E-10	0.0003	74.42	5.75	1.60	0.28	C	C	Xanthophyceae
Fitoflagelados (NI)	76	8.3214E-11	0.0001	51.51	10.00	6.81	0.68	C	C	

Anexo 3. Especies de fitoplancton situadas en áreas limítrofes entre grupos funcionales morfométricos, las cuales fueron clasificadas en un grupo funcional definitivo (entre paréntesis) en base a la clasificación ecológica.

R-C	S-R	C-S
<i>Chaetoceros compressus</i> , diatomea (R)	Grupo <i>Pseudo-nitzschia</i> <i>seriata</i> , diatomea (S)	<i>Bacteriastrum comosum</i> , diatomea (S)
<i>Chaetoceros costatus</i> , diatomea (R)	<i>Leptocylindrus minimus</i> , diatomea (S)	<i>Bacteriastrum hyalinum</i> , diatomea (S)
<i>Detonula confervacea</i> , diatomea (R)	<i>Guinardia delicatula</i> , diatomea (S)	<i>Podolampas spinifera</i> , dinoflagelado (S)
<i>Thalassiosira rotula</i> , diatomea (R)	<i>Rhizosolenia styliformis</i> , diatomea (S)	<i>Syracosphaera</i> sp., coccolitofórido (S)
<i>Thalassiosira mendiolana</i> , diatomea (R)	<i>Tripos minutus</i> , dinoflagelado (S)	
	<i>Tripos kofoidii</i> , dinoflagelado (S)	
	<i>Pyrophacus steinii</i> , dinoflagelado (S)	